Elliott A. Maynard

F. Dahl

RECHERCHES

SUR

LES COLLEMBOLES ET LES THYSANOURES

Extrait du tome LVIII
des *Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers,* publiés par l'Académie royale
des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique. — 1900.

GL
50
A1WB1
1900
E 7.

à Mr. Fr. Dahl.
Willem

RECHERCHES

SUR

LES COLLEMBOLES ET LES THYSANOURES

PAR

Victor WILLEM

CHEF DES TRAVAUX PRATIQUES DE ZOOLOGIE A L'UNIVERSITÉ DE GAND

BRUXELLES

HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES, DES LETTRES
ET DES BEAUX-ARTS DE BELGIQUE

Rue de Louvain, 112

—

1900

INTRODUCTION

Depuis que Brauer [1], soutenu par Lubbock [2], a établi que *Campodea* est, parmi les types existants, celui qui se rapproche le plus de la forme ancestrale des Insectes, les Thysanoures ont été l'objet d'études sérieuses de la part de naturalistes qui cherchaient à élucider les rapports phylogénétiques des divers groupes d'Insectes entre eux et les relations des Insectes avec les autres Trachéates.

La monographie de *Machilis* par Oudemans [3], les mémoires multiples de

[1] Brauer, *Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenztheorie.* (Verhandlungen der k. k. zool. bot. Gesellschaft. Wien, Bd I, 1869.)

[2] Lubbock, *Origin of Insects.* (Proceedings of the Linnean Society of London, vol. XI, 1873.)

[3] J.-T. Oudemans, *Bijdrage tot de kennis der Thysanura en Collembola.* Amsterdam, 1887.

Grassi [1] sur les Thysanoures, celui de E. Haase [2] sur les appendices abdominaux des Insectes, sont les travaux qui ont fondé l'ensemble classique de nos connaissances sur ce groupe spécial. Il faut y ajouter le mémoire peu consulté de Nassonow [3] et celui, beaucoup plus récent, de Fernald [4]. En raison de l'intérêt que sa position systématique a éveillé, l'ordre des Thysanoures se trouve être l'un des mieux connus parmi les Insectes.

La tendance qui guidait les naturalistes vers l'étude des Thysanoures leur a fait délaisser, parmi les Aptérygotes, les Collemboles qui, par quelques caractères très saillants, ont paru au premier examen des formes très spécialisées, déjà fort éloignées de la souche des Insectes. Leur étude est donc beaucoup moins avancée que celle des Thysanoures. Ce que nous savons de leur structure repose presque exclusivement [5] sur les données contenues dans

[1] B. Grassi, *I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti :*

II. — *L'Iapyx e la Campodea.* (Atti dell'Accademia Gioenia di Scienze naturali in Catania, s. III, vol. XIX, 1885.)

III. — *Contribuzione allo studio dell'anatomia del genere Machilis.* (Idem, 1886.)

IV. — *Cenni anatomici sul genere Nicoletia.* (Bulletino della Societa Entomologica Italiana, t. XVIII, 1886.)

VI. — *Altri ricerche sui Tisanuri.* (Idem, 1886.)

VII. — *Anatomia comparata dei Tisanuri.* (Memoria della R. Accademia dei Lincei, 1888 ; mémoire reproduit dans Archives italiennes de biologie, t. XI, 1889.)

[2] E. Haase, *Die Abdominalanhänge der Insekten.* (Morphologisches Jahrbuch, Bd XV, 1889.)

[3] Nassonow, *Sur la morphologie d'Insectes inférieurs : Lepisma, Campodea et Podura.* (Travaux du Laboratoire du Musée zoologique de l'Université de Moscou, t. III, 1887.) Je n'ai pu utiliser de ce mémoire, écrit en russe, que les nombreuses figures et quelques minimes portions du texte.

[4] Fernald, *The relationships of Arthropods.* (Studies from the biological Laboratory of the Johns Hopkins University, vol. IV, 1890.)

[5] Je ne mentionne pas ici les travaux purement systématiques ou les mémoires anciens dont les quelques données anatomiques sont peu exactes.

les mémoires de Tüllberg, de Lubbock, de Nassonow, de Sommer et de Fernald.

Le premier cité : *Sveriges Podurider* de Tüllberg [1], comprend la description d'un grand nombre de formes et un chapitre préliminaire sur l'anatomie des Collemboles. Il constitue pour l'époque de son apparition un ouvrage remarquable par le nombre des faits soigneusement observés et la clarté des diagnoses spécifiques. Si beaucoup des figures nous paraissent actuellement approximatives, c'est que l'état des connaissances entomologiques en 1873 n'exigeait pas une précision plus grande; si nos méthodes perfectionnées nous permettent de pousser plus loin nos investigations sur l'anatomie d'animaux de très petite taille, cela ne diminue pas le mérite des résultats obtenus il y a trente-cinq ans par des dissections patientes et consciencieuses. Le livre de Tüllberg reste le premier guide des naturalistes qui entreprennent l'étude des Collemboles.

La même année parut la célèbre Monographie des Collemboles et des Thysanoures de Lubbock [2]. Remarquable par les idées théoriques qu'elle contient sur la valeur systématique des Aptérygotes, elle est très inférieure au mémoire contemporain de Tüllberg pour les observations anatomiques, et prête à la critique par le vague de la plupart des descriptions spécifiques.

L'ouvrage peu connu de Nassonow [3] contient l'anatomie de *Lipura*. Je regrette que mon ignorance de la langue russe ne m'ait pas permis d'en comprendre le texte et m'ait réduit à n'en utiliser que les nombreuses figures, généralement claires et bien faites.

[1] *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, Bd X, 1872.

[2] J. Lubbock, *Monograph of the Collembola and Thysanura*. London (Ray Society), 1873.

[3] Nassonow, mémoire cité plus haut.

Le mémoire de Sommer sur *Macrotoma* (*Tomocerus*) *plumbea* [1] contient l'étude micrographique de l'hypoderme, du tube digestif, du vaisseau dorsal et des appareils génitaux de cette espèce. Celui de Fernald [2] comprend une monographie de *Anurida maritima* qui apporte quelques données nouvelles à l'anatomie des Collemboles.

J'ai pensé que l'étude de ces Aptérygotes, en même temps si archaïques et si spécialisés, constituait la matière d'un travail intéressant. Contrairement au système suivi par la plupart des observateurs cités ci-dessus, qui ne s'adressaient qu'à une forme déterminée, je me suis astreint à l'examen approfondi, souvent long et fastidieux, du plus grand nombre possible d'espèces de Collemboles, de manière à comprendre et l'organisation et l'évolution de ce type spécial d'Insectes. Puis je me suis adressé aux Thysanoures, déjà mieux connus, et j'ai repris plus attentivement les détails de leur structure susceptibles d'éclairer les relations phylogénétiques des deux groupes d'Aptérygotes.

J'ai de la sorte examiné un nombre assez considérable [3] de formes,

[1] Sommer, *Ueber Macrotoma plumbea.* (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd XLI, 1885.)

[2] Fernald, mémoire cité ci-dessus.

[3] Parmi les Podurides : *Podura aquatica*, *Achorutes viaticus*, *A. armatus*, *Lipura armata*, *L. inermis*, *Anurophorus laricis*, *Anurida maritima*, *Anura muscorum*.

Parmi les Entomobryides : *Isotoma viridis*, *I. stagnalis*, *Tomocerus plumbeus*, *T. vulgaris*, *T. tridentiferus*, *Sira elongata*, *Lepidocyrtus lignorum*, *Cyphoderus albinus*, *Orchesella villosa*, *O. cincta*, *O. rufescens*, *Entomobrya corticalis*, *E. multifasciata*, *Actaletes Neptuni*.

Parmi les Sminthurides : *Prosminthurus aquaticus*, *Sminthurus fuscus*, *Papirius fuscus*, *P. flavo-signatus*, *P. minutus*, *Megalothorax minimus* (nov. genus).

Parmi les Thysanoures : *Campodea staphylinus*, *Japyx solifugus*, *Machilis maritima*, *M. polypoda*, *Lepisma saccharina*.

Pour d'autres types intéressants que je n'ai pu me procurer, comme *Triaena*, *Xenylla*,

toutes [1] récoltées par moi-même et préparées pour le but spécial de mes recherches. Ces animaux ont été examinés à frais, ou après fixation par le sublimé acétique ou la liqueur de HERMANN [2]; leur étude anatomique a été faite soit par dissection, soit par l'observation de coupes en séries, accompagnée quelquefois de la reconstruction des pièces par la méthode des plaques en cire de BORN; les plus petites formes ont été examinées en entier après déshydratation et montage dans l'essence de girofle, procédé qui, avec un éclairage approprié, permet souvent de distinguer les détails internes sans dissection préalable.

Je ne rendrai pas compte, dans les pages qui vont suivre, de tous les faits anatomiques observés; je préfère en représenter le plus grand nombre possible par des dessins un peu plus nombreux, qui se comprendront d'eux-mêmes; le texte doit être, dans ma pensée, un simple guide attirant l'attention du lecteur sur les points importants, et l'exposé concis des discussions et des conclusions.

Je décrirai d'abord l'organisation des divers types de Collemboles, en

Pseudachorutes, j'ai dû m'en tenir aux descriptions, bien incomplètes, données par les auteurs.

[1] Excepté *Japyx solifugus*, dont je dois trois exemplaires, provenant des environs de Marseille, à l'obligeance de M. LOUIS LEGER.

Je publierai plus tard la liste complète de mes récoltes, faites en Belgique même ou près des frontières belges, qui constituera la première liste justifiée des Aptérygotes de notre faune.

[2] La fixation de ces petites formes d'Insectes est une opération délicate, en raison de leur enveloppe de chitine qui s'oppose au passage des réactifs; on peut employer le sublimé acétique pour les animaux entiers, suivi d'un passage très lent dans les réactifs ultérieurs, pour empêcher le décollement des téguments; la fixation au liquide de HERMANN ne doit s'appliquer qu'à des pièces détachées.

établissant progressivement leurs relations phylogénétiques réciproques; je considérerai ensuite successivement les genres connus de Thysanoures, dont je discuterai les affinités; enfin, dans une série de paragraphes généraux, je traiterai de dispositions anatomiques fondamentales pouvant éclairer les rapports entre ces deux groupes d'Aptérygotes.

RECHERCHES

SUR

LES COLLEMBOLES ET LES THYSANOURES

COLLEMBOLES.

A. — SECTION DES PODURIDÆ.

1. — GENRE PODURA L.

Podura aquatica L.

(Planches I, II, III.)

Le corps de *Podura* comprend, outre la tête, neuf anneaux ; chacun d'eux, à l'exception du neuvième, se montre distinctement formé d'un segment principal, portant les appendices locomoteurs, et d'un segment accessoire, situé en avant ; ce dernier est beaucoup moins large, soudé d'ailleurs au segment principal, et n'est visible qu'à la face dorsale (I, 1 et 3)[1].

Les trois premiers, munis d'une paire de pattes, constituent le thorax ; les autres, l'abdomen. Le quatrième segment porte le tube ventral ; le sixième,

[1] Cette notation signifie planche I, figures 1 et 3.

le rétinacle; le septième, la furca. Le huitième est caractérisé par l'orifice génital, et le neuvième, terminal, par l'anus encadré par un tubercule dorsal et deux protubérances ventrales (I, 1, 2, 4).

Ce sont là, disons-le immédiatement, des caractères fondamentaux, propres à tous les types du groupe des Collemboles.

Les antennes, courtes, comprennent quatre articles. Les pattes se composent non de cinq articles, comme l'affirme Tüllberg, mais de sept. Et c'est là encore une disposition générale; aussi discuterai-je l'homologie de ces différentes pièces, en les comparant à celles des Myriopodes et des Insectes, dans un chapitre qui trouvera sa place plus loin. Cependant, comme les auteurs cherchent dans la forme des griffes qui terminent les pattes des Collemboles des caractères génériques ou spécifiques qu'ils décrivent souvent en détail, et fort inexactement, je signalerai dès à présent ces organes représentés planche I, figure 6 : on constate l'absence de la griffe accessoire, ou *unguiculus*, qui n'est représentée que par une écaille basale.

Pour éviter les répétitions et ne pas encombrer de redites les chapitres concernant les divers types que j'examinerai, je ne dirai rien momentanément du tube ventral, du rétinacle, semblables chez ***Podura*** à ceux qui sont figurés (IV, 8, 9) pour *Achorutes*, ni de l'appareil du saut (*furca*), me réservant d'étudier ces organes dans un exposé général. Comme caractère spécial à *Podura*, il faut cependant signaler la forme de la griffe terminale de la furca, *mucro*, constituée par une lame médiane crochue, supportant quatre expansions latérales (I, 5).

Système nerveux.

Le système nerveux central se compose de centres sus-œsophagiens et d'une chaîne ventrale formée de quatre masses successives, logées respectivement dans la tête et chacun des trois segments thoraciques (II, 1).

On peut facilement distinguer dans les centres sus-œsophagiens trois régions disposées comme le montrent les figures 2 et 3 de la planche II :

a) un *protocerebron*, comprenant les ganglions cérébroïdes et les lobes optiques. Il émet :

1. les deux nerfs optiques, *o*;

2. un nerf antérieur médian, aboutissant à un petit ganglion placé sous une tache pigmentée frontale, o';

3. deux nerfs pour les ganglions œsophagiens (i, II, 2) dont je parlerai bientôt.

b) un *deutocerebron*, donnant naissance aux nerfs antennaires, *a*. Chacun de ceux-ci se divise, à son origine, en un tronc principal qui se prolonge dans l'axe de l'antenne, et en un rameau plus fin, situé extérieurement par rapport à l'autre, qui se ramifie dans les muscles moteurs du premier article.

c) un *tritocerebron*, d'où part la paire nerveuse qui dessert les ganglions de la lèvre supérieure, *l*.

Postérieurement, de chaque masse cérébroïde se détache un nerf qui, après un court trajet, se termine dans un petit ganglion formé de 3-4 cellules, appliqué sur la paroi latérale du vaisseau périœsophagien (II, 3, 4, i). De ce ganglion partent un filament qui se dirige vers l'arrière et un autre, vers le bas; tous deux sont appliqués sur le vaisseau périœsophagien. Ce petit centre est l'homologue du « ganglion viscéral » que Grassi a signalé chez *Japyx* [1]; c'est tout ce qui, chez les Collemboles, correspond au système « stomato-gastrique » décrit chez divers Insectes Ptérygotes.

De la masse sous-œsophagienne partent (II, 2, 3, 5, 7):

α, *à droite et à gauche :*

1. deux branches pour la mandibule, émanant de deux origines adjacentes, situées l'une au-dessus de l'autre : la première, supérieure, se distribue aux muscles de l'appendice (II, 5, md_2); la seconde aboutit immédiatement à un gros ganglion placé à la base de la mandibule; ce ganglion se continue à l'intérieur de celle-ci en s'incurvant avec étranglement contre le bord basal interne de la pièce chitineuse (II, 5, 6, *gmd*), puis émet des prolongements vers l'extrémité distale de la pièce buccale considérée (II, 6);

[1] B. Grassi, *L'Iapyx e la Campodea*, Atti dell'Accademia Gioenia di Scienze naturali in Catania (3), t. XIX, 1885, p. 17, et *Les ancêtres des Myriopodes et des Insectes*. (Archives italiennes de biologie, t. XI, 1889, fig. 28.)

2. un tronc pour la maxille; il se bifurque et fournit :

a) un rameau (mx_1, II, 5, 7) pour le ganglion logé dans la maxille et pour celui du palpe;

b) une seconde branche se dirigeant supérieurement pour se ramifier dans les muscles moteurs du même appendice (mx_2, II, 5, 7);

β, inférieurement :

3. de chaque côté, un nerf pour la lèvre inférieure (II, 7), fournissant vers l'extérieur un rameau pour les muscles moteurs des éléments terminaux de cet organe, puis se terminant par trois ramifications dans trois ganglions desservant l'ensemble des tubercules sétigères qui garnissent la lèvre inférieure;

4. un nerf impair pour l'hypopharynx (II, 2, 3, l'') : il aboutit à un ganglion médian desservant la ligula et présentant deux expansions latérales placées à la base des paraglosses;

γ, postérieurement :

trois connectifs vers le ganglion prothoracique, dont je parlerai plus loin.

La masse sous-œsophagienne (II, 5) est percée de plusieurs canaux médians verticaux, dont le plus antérieur (*1*) se trouve immédiatement contre la bifurcation des deux commissures périœsophagiennes, et est traversé par deux fibres musculaires verticales; le deuxième, beaucoup plus étroit, est placé un peu en avant de l'origine des nerfs mandibulaires. Postérieurement on peut observer, entre les deux connectifs qui réunissent la masse sous-œsophagienne au ganglion prothoracique, deux orifices qui semblent parfois se fusionner : la disposition des fibres des connectifs montre qu'ils proviennent en réalité de la division transversale de la fente interconnectivienne par la simple soudure des régions accolées de la membrane périneurale.

Les orifices 3 et 4 correspondent donc à l'intervalle compris entre la masse sous-œsophagienne et le ganglion prothoracique. Le deuxième doit être regardé comme le reste presque oblitéré d'une ouverture originairement limitée par des connectifs unissant deux paires ganglionnaires métamériques fusionnées dans le paquet sous-œsophagien. A en juger d'après sa position en avant des nerfs mandibulaires, il s'agirait des centres du segment man-

dibulaire et de ceux du métamère « prémandibulaire » [1] dont il sera question plus loin. Il ne persiste pas de canal correspondant aux deux intervalles compris respectivement entre les ganglions desservant les mandibules, les maxilles, la lèvre inférieure; leur disparition me paraît devoir être attribuée à une condensation plus grande de cette région de la masse, due à la migration vers la face ventrale des centres de la lèvre inférieure et au développement sous l'ensemble du système, du centre desservant l'hypopharynx. J'ai hasardé cette hypothèse explicative dans le but d'attirer l'attention sur la valeur de canaux qu'on signale pour la première fois dans la masse sous-œsophagienne d'un Insecte.

Quant à la commissure [2] que limite postérieurement l'orifice 1 (II, 5), elle unit, au moins macroscopiquement, les deux moitiés du tritocerebron. La position post-œsophagienne de cette commissure mérite d'être signalée parce qu'elle vient à l'appui de cette opinion qui s'affermit de plus en plus, suivant laquelle le tritocerebron, — de même d'ailleurs que le lobe antennaire ou deutocerebron — correspondrait à un segment primitivement postoral, qui s'est secondairement déplacé vers l'avant.

Les connectifs longitudinaux principaux de la chaîne ventrale limitent, entre deux ganglions consécutifs, un espace ovalaire que traverse verticalement le prolongement pigmenté d'une cellule de l'hypoderme (II, 8, 9). Sur l'extrémité de ce prolongement s'incurve un troisième connectif, médian, très fin, qui donne naissance à deux petits filaments transversaux allant se terminer dans un muscle longitudinal ventral. Ce système crucial est très délicat et fort difficile à observer, à raison des déchirures qu'il subit souvent sous l'influence de la rétraction des organes voisins pendant le séjour dans les réactifs. Il correspond au soi-disant « système sympathique » que Oudemans a signalé chez *Machilis* [3], où il est facile à constater; rien dans mes

[1] Le développement embryonnaire de quelques Insectes a fait admettre (Wheeler, *Doryphora*; Carrière, *Chalicodoma*; Claypole, *Anurida*) l'existence, entre le segment antennaire et le segment de la mandibule, d'un métamère rudimentaire et accessoire, auquel correspondent une paire de membres rudimentaires et un ganglion de la chaîne ventrale.

[2] Semblable commissure a été décrite chez des Myriopodes et chez divers Insectes, entre autres *Machilis* (Leydig, Miall and Denny, Oudemans).

[3] J.-T. Oudemans, *Bijdrage tot de kennis der Thysanura en Collembola*. Amsterdam, 1887.

préparations ne me permet d'admettre que ces branches nerveuses aient quelque relation avec l'intestin.

De chacun des ganglions pro- et mésothoracique naissent latéralement un nerf antérieur de faible calibre et un tronc postérieur, plus gros, qui se divise immédiatement en deux branches (II, 1, 8).

La dernière masse ganglionnaire de la chaîne ventrale donne naissance en premier lieu à trois paires nerveuses, homologues des nerfs qui partent des deux segments précédents et desservant les muscles du métathorax; cela permet d'établir en X (II, 1) la limite virtuelle du troisième ganglion thoracique. La partie abdominale de la même masse fournit latéralement trois paires de nerfs, puis se continue par deux [1] gros troncs médians, parallèles, qui émettent une série de branches représentées sur la figure 1 (II) et décrites dans l'explication correspondante.

Remarque. — Le caractère de structure le plus spécial de ce système ganglionnaire, celui qui interviendra dans la recherche des relations phylogéniques des Collemboles avec d'autres Insectes, est la condensation d'arrière en avant, représentée par la fusion intime des centres abdominaux peu développés avec le ganglion métathoracique. Cette disposition n'est pas propre à *Podura :* elle se retrouve presque identique chez tous les Collemboles.

Organes visuels.

Ces organes visuels, au nombre de huit de chaque côté, sont des yeux *composés* [2] du type eucône. On y observe (III, 1), derrière une cornée convexe sans épaississement central, un cône cristallin sécrété par quatre cellules dont les noyaux sont faciles à constater (noyaux de Semper). Je n'ai pu reconnaître, chez l'adulte, l'existence d'une couche cornéagène.

Sous le cône cristallin se trouvent quatre cellules rétiniennes dont les

[1] Tüllberg figure (*Sveriges Podurider*, pl. X, fig. 16) pour *Achorutes viaticus*, dont le système nerveux est analogue à celui de *Podura*, un ganglion abdominal s'étalant postérieurement par trois gros troncs; c'est là une inexactitude qui s'expliquera dans le paragraphe suivant.

[2] Tous les auteurs considèrent les organes visuels des Collemboles comme des yeux simples; c'est là une question à laquelle je consacrerai un chapitre spécial.

bâtonnets viennent s'accoler dans l'axe de l'organe et y représenter le rhabdome des yeux composés.

Ces éléments fondamentaux sont entourés d'une gaine de cellules pigmentées plates; de plus, entre les diverses ommatidies sont interposées de longues cellules pigmentées hypodermiques, correspondant aux crêtes triangulaires qui s'élèvent, souvent disposées en croix, entre les différentes cornées qui garnissent le champ oculaire.

Organe post-antennaire.

Cet organe, que je décrirai chez tous les types de *Poduridae,* est extrêmement difficile à observer chez *Podura,* à raison de sa petitesse et de son organisation. Entre les yeux et l'antenne, ou, plus explicitement, extérieurement et postérieurement par rapport à la base de celle-ci et en-dessous de la région oculaire, on peut trouver l'orifice évasé d'un enfoncement étroit et relativement profond qui pénètre dans la cavité céphalique. Au fond s'observe un relèvement, à paroi mince, de la cupule, et quelques cellules ganglionnaires.

Appareil digestif.

Comme appendices buccaux, on trouve (I, 7) chez *Podura* comme chez tous les Collemboles, derrière un labrum (*l*) :

une paire de mandibules (*m*);

un hypopharynx formé d'une pièce impaire, la *ligula* (*a*), et de deux paraglosses (*a'*);

une paire de maxilles (*m'*) munies chacune d'une palpe (*p*) et

un labium.

Ce sont là des organes dont la forme fondamentale est constante chez tous les Collemboles, à l'exception de rares types dont je parlerai spécialement, où les pièces buccales sont organisées pour la succion. J'étudierai plus loin la structure de la bouche, en prenant pour type une forme (*Sminthurus*) un peu plus favorable à l'observation que les autres genres. Les variations observables dans ces organes portent principalement sur la structure des extrémités des mandibules et des maxilles; pour les premières, ce n'est guère qu'une question de nombre de saillies masticatrices; les secondes se ter-

minent par un système, souvent inextricable même avec les meilleurs objectifs, de pièces chitineuses en nombre variable et toujours d'une extrême délicatesse [1]. Aussi ai-je renoncé à l'étude, ardue et sans portée actuelle aucune, des modifications accessoires de ces organes chez toutes les espèces considérées, pour m'en tenir à l'examen des types généraux. Je signalerai d'ailleurs à l'occasion, dans la revue des Collemboles, les cas intéressants.

Je représente la mandibule de *Podura* sur les figures 8 et 9 de la planche I, et l'extrémité de la maxille sur la figure 10 ; celle-ci se termine par une grosse griffe à trois pointes, au-devant de laquelle s'étagent quatre rangées en éventails de crochets courbes alignés concentriquement.

Podura présente un tube digestif semblable à celui que Sommer [2] a longuement décrit chez *Macrotoma ;* aussi n'entrerai-je dans aucun détail. Je me contenterai de rappeler, pour l'intelligence des figures de ce mémoire, qu'on y distingue un intestin antérieur incurvé, limité à la tête; un grand intestin moyen cylindrique, atteignant les débuts du septième segment et un intestin terminal plus étroit, à cavité irrégulière (III, 2).

Il n'existe pas de tubes de Malpighi; c'est un caractère commun à tous les Collemboles.

Logées dans les parties latérales de la tête et aboutissant par une paire de fins canaux à la base de l'hypopharynx, s'observent des glandes salivaires qui, jusqu'à présent, n'ont pas été signalées; je les décrirai dans un paragraphe spécial.

Appareil circulatoire.

Le vaisseau dorsal débute par une extrémité close dans le septième anneau et se prolonge jusque dans le prothorax. Il présente sur son trajet six paires d'ostioles situées au niveau des segments accessoires (III, 2).

La structure de ses parois et de ses valvules, la disposition des muscles alaires sont semblables à celles que Sommer a décrites chez *Tomocerus* [3].

[1] Voyez, par exemple, le cas de *Tomocerus*, représenté pl. IX, fig. 9. Il résulte des comparaisons que j'ai eu l'occasion de faire, qu'il faut, en général, considérer comme non avenues les représentations que les auteurs ont données de l'extrémité distale des maxilles.

[2] Sommer, mémoire cité, pp. 696 et suivantes.

[3] Ibid., p. 701.

Cet auteur, cependant, n'a pas reconnu l'artère céphalique qui constitue le prolongement antérieur du vaisseau dorsal. Parvenu à la région postérieure de la tête, ce prolongement enveloppe l'œsophage de telle façon que celui-ci perce sa paroi ventrale et accomplit la portion horizontale de son trajet dans un manchon formé par ce conduit sanguin (III, 2 et II, 4). L'aorte céphalique s'arrête, béante, au niveau de la commissure nerveuse périœsophagienne; le liquide sanguin s'écoule dans le système des lacunes de la tête, pour passer ensuite dans le thorax et l'abdomen.

Appareil respiratoire.

Bien que des auteurs, comme Nicolet [1], aient décrit chez des Podurelles tout un système trachéen, il n'existe de trachée chez aucun Collembole, à l'exception des Sminthures. La respiration est exclusivement cutanée.

Appareil reproducteur.

a. — Sexe male.

Les testicules constituent, au stade jeune où les éléments qui les remplissent ne présentent encore aucune différenciation, deux glandes fusiformes effilées antérieurement, offrant la disposition que j'ai figurée planche V, figure 7, pour *Anurophorus*.

Ils se développent progressivement dans le sens longitudinal au point d'atteindre le mésothorax en avant, le huitième segment en arrière ; en même temps, ils s'accroissent en diamètre jusqu'à gagner sous l'intestin le plan médian du corps. A l'état de complet développement, ce sont deux masses volumineuses occupant, dans l'abdomen et les deux derniers anneaux thoraciques, toute la partie ventrale de la cavité du corps que laissent libres le tube digestif refoulé vers le haut et la vésicule séminale située postérieurement (III, 2, 3). De forme très irrégulière, ils présentent une dépression hémicylindrique logeant la partie inférieure de l'intestin moyen, et se découpent du côté interne en cinq lobes polyédriques séparés par de profondes incisures, occupées chacune par un groupe triangulaire de muscles

[1] Nicolet, *Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles*. Neuchâtel, 1842 (pl. IV, fig. 3.)

dorso-ventraux. Les figures 2 et 3 de la planche III représentent cet aspect compliqué, qu'une description peut difficilement rendre.

Chaque testicule débouche par un canal court et de faible diamètre dans la partie antérieure d'un tube médian qui se renfle bientôt en une poche plus ou moins spacieuse, que j'appellerai « vésicule séminale », parce que les produits des testicules viennent s'y accumuler avant leur émission.

Je parlerai plus loin, à propos de la spermatogenèse, de la structure de ce réceptacle; je ferai seulement remarquer actuellement la disposition des fibres musculaires qui produisent l'éjaculation : primitivement externes par rapport à l'épithélium de l'organe, elles se sont enfoncées dans des incisures de celui-ci jusqu'à venir en contact avec le revêtement chitineux interne, qui constitue la couche résistante sur laquelle elles agissent lors de leur contraction (III, 8).

Le conduit génital mâle débouche à l'extérieur à la partie postérieure du huitième segment, au centre d'une protubérance ovalaire, garnie de soies disposées en cône autour de l'orifice.

b. — Sexe femelle.

La forme de la gonade femelle suit une évolution semblable à celle du testicule.

Il est difficile de reconnaître la conformation des ovaires mûrs. Au stade représenté planche III, figure 4, où ils sont bourrés d'œufs pourvus de coque, ils forment deux paquets remplissant la cavité du corps jusqu'à la limite postérieure du prothorax, et leur paroi, à peine perceptible, disparaît entre les œufs pressés les uns contre les autres.

Leur mode de développement prouve cependant *a priori* que les gonades femelles mûres doivent présenter encore à ce stade, à peu de différence près, la même forme que celle que j'ai décrite pour les testicules : en effet, elles remplissent le même espace compris entre le tube digestif et la paroi du corps; et s'étant développées aussi de l'extérieur vers l'intérieur, elles possèdent le même nombre d'incisures qui se moulent sur les muscles dorso-ventraux. En réalité, bien qu'il soit presque impossible de reconstituer directement par la méthode de Born le modelé des ovaires, on reconnaît sur les coupes

horizontales de ces organes des configurations identiques à celles que présentent les coupes analogues des testicules [1].

Il faut remarquer que ces étranglements de la gonade ne constituent pas un obstacle sérieux à l'expulsion des œufs pourvus de coque : ceux-ci présentent une plasticité telle qu'ils se déforment les uns contre les autres et s'étirent entre les piliers musculaires qui traversent la cavité abdominale; certains d'entre eux peuvent prendre la forme échancrée que montre la figure 5 (III).

Les ovaires débouchent dans un canal impair médian à paroi très mince, qui s'ouvre à la région postérieure du huitième segment par un orifice transversal à deux lèvres. Ce conduit présente ventralement un cul-de-sac à deux lobes semblable à celui que j'ai représenté pour *Achorutes* (IV, 11) : ce sont les « organa accessoria vaginae » de Tüllberg [2]; j'ignore leur signification fonctionnelle.

Remarque.

Il ressortira de l'étude des autres représentants de la section des *Poduridae* que nous examinerons successivement, que *Podura* constitue la forme la plus proche du type ancestral de ce groupe. Il possède néanmoins comme caractères secondaires : *a*) la rudimentation de l'unguiculus; *b*) la structure de l'organe post-antennaire, qui se retrouve moins modifié chez les autres genres.

2. — GENRE ACHORUTES Templeton.

Achorutes viaticus Tüllberg.

(Planche IV.)

Segmentation, appendices.

La segmentation du corps est analogue à celle de *Podura*, avec ces différences principales : *a*) que le prothorax est beaucoup moins développé du côté dorsal; *b*) que l'intersegment de l'anneau 8 est indistinct.

[1] Je consacrerai un chapitre spécial à la structure de l'ovaire et à l'évolution des éléments qu'il renferme.

[2] Tüllberg, mémoire cité, pl. IX, fig. 17 et 18.

Les antennes, courtes, comprennent quatre articles subégaux.

Le dernier article des pattes porte : un unguis dont la crête médiane est garnie de deux lames longitudinales très minces armées chacune de deux dents (IV, 7); un unguiculus formé d'un axe médian se terminant en pointe et supportant une lame sagittale mince.

La furca est beaucoup moins développée que chez *Podura*, et cette réduction est due surtout au raccourcissement des « dentes » (IV, 2, 5) : l'extrémité de l'organe, au lieu de se replier, lors de la flexion, jusque sous le mésothorax, n'atteint que le cinquième segment. En fait, *Achorutes viaticus* est un animal qui saute rarement, et les exemplaires chloroformés meurent tous avec la furca en flexion, au lieu de faire des mouvements saltatoires convulsifs et de se présenter généralement, après la fixation, avec l'appareil en extension complète, comme *Podura*. La griffe terminale, mousse, a la forme d'une sorte de cuilleron représenté IV, 5, 6.

Le lobe médian du dernier segment abdominal porte dorsalement, à droite et à gauche, deux pointes chitineuses courbes, les épines anales, qui surmontent deux protubérances coniques (IV, 1, 4).

Système nerveux.

Les centres nerveux d'*Achorutes* présentent une disposition identique à ceux de *Podura* (IV, 11). Tüllberg figure pour *Achorutes viaticus* [1] un ganglion thoraco-abdominal se terminant postérieurement par trois gros nerfs; cet aspect inexact provient de ce que la fissure médiane du double cordon postérieur n'a pas été reconnue : ainsi interprété, celui-ci correspond à la ramification médiane de la figure de Tüllberg, tandis que les deux branches latérales représentées par cet auteur sont les deux nerfs que j'ai dessinés aboutissant à *m* (II, 1).

Les yeux, rangés au nombre de huit de chaque côté sur un champ oculaire convexe (IV, 10), sont des ommatidies du type *cucône*, de structure identique à ceux de *Podura*.

Les organes post-antennaires existent, bien que Tüllberg fasse de leur

[1] Tüllberg, mémoire cité, pl. X, fig. 16.

absence un caractère du genre *Achorutes*[1] : ils échappent ordinairement aux observateurs, grâce à leur petitesse. Dans la fosse qui sépare antérieurement le champ oculaire de la base de l'antenne (IV, 10), peut s'observer un groupe de cinq protubérances coniques : l'une centrale, les quatre autres disposées en croix autour de la première; j'interpréterai cette structure dans un chapitre général consacré à l'étude de l'organe dans la série des Collemboles.

Appareil digestif.

Structure analogue à celui de *Podura;* la figure 11 (IV) le représente en coupe sagittale. Les pièces buccales ne diffèrent pas sensiblement de celles de la forme précédente.

Appareil circulatoire.

Comme chez *Podura,* le vaisseau dorsal débute postérieurement dans le septième segment du corps, s'avance jusque dans le prothorax en présentant six paires d'ostioles situées respectivement au niveau des intersegments 7, 6, 5, 4, 3, 2, et se continue dans la tête par un canal périœsophagien qui s'arrête béant à la commissure nerveuse entourant l'œsophage.

Appareil respiratoire.

Nicolet[2] figure pour un *Achorutes* qu'il dénomme *Podura similata* tout un système trachéen formé principalement de deux tubes latéraux allant de la tête à l'origine du dernier segment, et de six paires de sacs annexes. Pas plus chez *Achorutes* que chez aucune « Podure linéaire » n'existe de trace de trachée; je pense que Nicolet a pris pour des organes de cette nature des bandes de tissu adipeux.

[1] Tüllberg, mémoire cité, p. 50. Depuis lors, H. Uzel a signalé sous le nom d' « organum sigilliforme », chez *Achorutes sigillatus,* un ensemble de quatre protubérances qui correspond certainement à un organe post-antennaire [H. Uzel, *Thysanura Bohemiae,* Sitzungsber. böhm. Ges. Wiss., 1890]. C. Schäffer a trouvé des organes semblables chez divers *Achorutes* [*Die Collembola der Umgebung von Hamburg und benachbarter Gebiete.* Mittheilungen aus dem Naturh. Museum, XIII, 1896].

[2] Nicolet, mémoire cité, p. 47, et pl. IV, fig. 4.

Appareil reproducteur.

Les gonades affectent une disposition analogue à celles de *Podura*. Les figures qu'en donne Tüllberg[1] ne sont guère exactes, l'observateur n'ayant pas remarqué, spécialement dans l'ovaire adulte, l'existence des incisures profondes que j'ai décrites chez *Podura* : la dissection pouvait difficilement lui fournir une vue convenable de ces détails de structure.

Je n'ai pas non plus remarqué sur mes coupes d'organes mâles les « organa accessoria ductus » qui, d'après la figure 20 (oa^2), accompagneraient le conduit excréteur médian ; les organes accessoires oa^1 ne sont autre chose que les parties latérales de l'épithélium interne, formé des cellules cylindriques, du canal génital lui-même.

Autres espèces du genre Achorutes.

D'après Tüllberg, H. Schött[2], Reuter[3], C. Schäffer[4], les espèces du genre *Achorutes*[5] se différencient principalement :

a) Par la présence ou l'absence de l'unguiculus[6] ; à raison de l'existence de cet organe dans les différents phyla des Collemboles, je considère cette absence comme un caractère secondaire.

b) Par le développement des épines anales, très grandes chez *A. armatus* Nicolet, très petites chez *A. rufescens* Nicolet, absentes chez *A. inermis* Tüllberg ; il n'est pas encore possible d'affirmer avec quelque probabilité

[1] Tüllberg, mémoire cité, pl. X, fig. 17, 18, 20.

[2] H. Schött, *Zur Systematik und Verbreitung palaearchischer Collembola*. (Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd XXV, 1893.)

[3] Reuter, *Finlands Collembola och Thysanura*. (Acta Societatis pro fauna et flora fennica, pl. XI, n° 4, 1895.)

[4] C. Schäffer, *Die Collembola der Umgebung von Hamburg und benachbarter Gebiete*. (Mittheil. aus dem Naturhist. Museum, XIII, 1896.)

[5] Parmi ces formes, je n'ai vu que *A. viaticus* et *A. armatus* ; d'autre part, la plupart des diagnoses des auteurs sont trop peu complètes pour que j'aie pu les utiliser ; on comprendra d'ailleurs immédiatement qu'il était superflu, au point de vue phylogénétique qui nous intéresse en ce moment, de considérer un très grand nombre de formes peu variables.

[6] C. Schaffer (mémoire cité, p. 166) a créé pour les formes sans unguiculus le genre *Schöttella*.

d'exactitude si les formes à épines peu développées sont antérieures ou postérieures, phylogénétiquement, à celles qui en possèdent de grandes.

c) Par le développement de la furca.

A côté d'espèces où la grandeur de la furca est comparable à celle de *A. viaticus*, il s'en trouve d'autres, comme *A. manubrialis* Tüllberg, qui possèdent un organe saltatoire notablement moins important. A ce point de vue, la série des *Achorutes* se continue par les représentants du genre *Xenylla* Tüllberg [1], genre qui ne se différencie d'*Achorutes* que par l'existence de dix yeux au lieu de seize, et qui comprend des formes où la furca est encore plus rudimentaire.

Chez *X. nitida* Tüllberg et *X. brevicauda* Tüllberg, elle se présente, à raison de son faible développement (fig. 1), comme un organe impropre au saut, par conséquent *en régression*. Il faut en conclure que, dans la série des *Achorutes* et des *Xenylla*, ce sont les formes à furca plus grande qui sont les plus anciennes, et que l'évolution de ce groupe s'est caractérisée par la diminution progressive du pouvoir saltatoire.

Fig. 1. — *Xenylla brevicauda*, d'après Tüllberg, pl. XI, fig. 9.

Je ne puis jusqu'à présent invoquer à l'appui de cette manière de voir que la considération de la furca de certains *Xenylla* où, à raison de son insuffisance, elle apparaît non comme un organe récent qui s'accroîtrait ultérieurement dans la série des *Achorutes*, mais comme un appareil rudimentaire; ultérieurement, l'opinion ci-dessus sera étayée par des faits anatomiques que je décrirai chez les *Poduridae* dépourvus d'appareil du saut.

Considérations phylogénétiques.

Il résulte des faits qui précèdent que les *Achorutes* dérivent d'une forme à furca bien développée, analogue à *Podura*, dont ils se sont différenciés :

1. par la réduction du prothorax;

[1] Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier *Xenylla*; les espèces de ce genre se différencient les unes des autres par la longueur de la furca, par la forme des spicules anales, par la couleur et les soies des téguments, — tout comme les espèces du genre *Achorutes*.

2. par l'effacement des limites du huitième intersegment;
3. par la réduction de l'appareil du saut.

Les *Xenylla* sont des *Achorutes* où s'observent :
1. la réduction du nombre des yeux (10 au lieu de 16);
2. la rudimentation de l'organe saltatoire.

Dans ce dernier genre, la spécialisation marche dans le sens :
X. maritima, X. brevicauda, X. nitida.

3. — GENRE LIPURA Bürmeister.

Lipura armata Tüllberg.

(Planche V, figures 1, 2, 3.)

Segmentation, appendices.

Au point de vue de la forme extérieure et de la segmentation, *Lipura armata* ressemble beaucoup à *Achorutes viaticus;* le prothorax est cependant un peu moins réduit et la limite du huitième intersegment est encore visible dans la zone médiane du tergum; le segment anal porte aussi deux épines.

Mais le rétinacle et la furca manquent. Néanmoins les septième et huitième segments, au lieu d'être limités ventralement par des lignes transversales régulières comme des métamères non spécialisés, présentent les mêmes pièces affectant la même disposition secondaire que ceux des formes à furca [1]. Je ne puis actuellement insister sur ce point, que je décrirai à propos de la composition de l'appareil du saut; je me contenterai provisoirement de renvoyer aux figures 5 (V) [2] et 4 (VIII), qui mettent cette similitude de structure en évidence.

C'est là, remarquons-le, une deuxième preuve — et non la dernière — du caractère secondaire de l'absence de furca dans la série animale que nous étudions.

[1] Sous ce rapport, la figure 2 (pl. II) du mémoire de Nassonow, concernant *Lipura ambulans* est tout à fait fautive, les limites des segments 7-8 y étant représentées par de simples lignes droites transversales.

[2] Celle-ci concerne *Anurophorus;* mais *Lipura* présente la même disposition.

Système nerveux.

Les centres nerveux sont disposés comme dans les espèces précédentes. Comme il n'existe pas d'organe visuel, ni conséquemment de nerf optique, les ganglions supra-œsophagiens présentent une forme un peu spéciale qui se trouve représentée figure 3 (V); la différence d'avec les formes oculées n'est pas fort sensible néanmoins, et cela, je suppose, à raison de la persistance d'un organe post-antennaire fort développé, organe qui est innervé par un rameau du nerf optique chez les Collemboles oculés.

Tüllberg signale à la base de l'antenne, entre celle-ci et l'organe post-antennaire, de petits épaississements circulaires de la cuticule, qu'il dénomme « puncta ocelliformia ». Je ne reconnais à ces points aucun caractère d'organes visuels ; en tous cas, à raison de leur position *en avant* de l'organe post-antennaire, ce ne sont point les homologues des yeux des autres Collemboles.

L'organe post-antennaire (V, 2) se présente comme une crête allongée, entourée d'une trentaine de protubérances disposées transversalement, le tout logé dans une fossette ovalaire, à bords en surplomb, placée verticalement derrière la base de l'antenne. Nous en étudierons plus tard la structure.

Je ne trouve rien de spécial à signaler ni dans le tube digestif, ni dans le vaisseau dorsal, ni dans les organes reproducteurs. La structure des gonades est analogue à celle qu'on observe chez *Podura;* je n'ai pas rencontré, cependant, de *Lipura* présentant des ovaires aussi développés que ceux que j'ai dessinés pour *Podura* [1].

Autres espèces du genre Lipura.

Les espèces de ce genre s'établissent sur des caractères fort accessoires : le nombre des points oculiformes, la taille relative des deux ongles, le nombre de protubérances de l'organe post-antennaire. Des espèces, *L. inermis* et *L. fimetaria*, ont la papille anale médiane arrondie, dépourvue de protu-

[1] Les ovaires représentés sur la figure 2 (pl. II) du mémoire de Nassonow sont des organes immatures.

bérance spinifère. Cette rencontre nouvelle d'une disposition déjà observée chez des *Achorutes* permet de la considérer comme un caractère secondaire et d'admettre que les formes archaïques du groupe *Achorutes...*, etc., présentaient des épines anales. Il est assez difficile, en effet, de concevoir une convergence résultant de l'apparition d'organes en tous points identiques dans deux rameaux phylétiques différents, tandis que la disparition simultanée d'un organe ancestral se comprend sans peine.

Relations du genre Lipura.

Les formes du genre *Lipura* se différencient des *Achorutes* :

1. par l'absence des yeux et de tout pigment tégumentaire (vie souterraine);

2. par la complication plus grande de l'organe post-antennaire, liée vraisemblablement à la disparition des organes visuels;

3. par la disparition de l'appareil du saut.

Lipura doit être considéré comme le terme ultime de la série *Achorutes... Xenylla* que j'ai définie précédemment.

4. — GENRE TRIAENA Tüllberg.

Tüllberg signale un genre *Triaena* (*T. mirabilis*) [1], dont il donne la diagnose suivante : « Organa postantennalia nulla. Ocelli 16. Antennae conicae, articulo quarto gracillimo. Unguiculus inferior nullus. Furcula perparva, dentibus papilliformibus. Spinae anales 3 [2]. »

Triaena se rattache encore à *Achorutes* [3], dont il se différencie :

1. par la disparition de l'unguiculus;

2. par l'apparition d'une troisième épine anale médiane;

[1] Je parle de ce Collembole rare, bien que je n'aie pu l'étudier moi-même, à cause de l'intérêt qu'il présente.

[2] Tüllberg, mémoire cité, p. 57.

[3] Tüllberg déclare que *Achorutes* aussi ne possède pas d'organe post-antennaire.

3. par une régression poussée très loin de la furca, dont les deux branches ne sont plus représentées que par des tubercules arrondis (fig. 2);

4. par la forme des pièces buccales (pl. XII, fig. 10), qui paraissent ressembler à celles que je décrirai pour *Anurida maritima* [1].

Fig. 2. — *Triaena mirabilis*, furca, d'après Tullberg, pl. XII, fig. 8.

Quoique la rudimentation de la furca soit poussée plus loin que chez les *Xenylla*, *Triaena*, comme l'indique le nombre de ses yeux, se rattache directement à *Achorutes* et constitue un rameau adjacent de la série que nous avons considérée.

5. — GENRE TETRACANTHELLA Schött.

H. Schött décrit [2] sous le nom de *Tetracanthella pilosa* un Collembole trouvé en Suède et caractérisé par la présence de quatre épines anales. Il le considère comme une forme de passage entre *Isotoma* (section des *Entomobryidae*) et *Achorutes* : « mit ersterer (Gattung), dit l'auteur, hat sie den » ziemlich langgestrekten Rumpf, die Bildung des ersten Thoracalsegments » und vor Allem das Postantennalorgan; mit letzterer die granulierte Haut, » « spinae anales » und die kurze Furcula ».

Je ne trouve dans les dessins de la description de Schött aucun rapport entre *Tetracanthella* et *Isotoma* :

a) la longueur du corps n'est pas un caractère qu'on puisse invoquer ici (il y a de nombreux *Isotoma* plus ramassés que *Tetracanthella*, et *Lipura* est aussi allongé que la forme en question);

b) le prothorax n'est pas plus réduit que chez *Achorutes*, beaucoup moins que chez un *Isotoma*;

c) enfin, la présence et la forme de l'organe post-antennaire la rapproche simplement de *Achorutes*;

d) par contre, comme nous le verrons, l'aspect « granuleux » de la

[1] La figure de Tullberg ne permet de juger que la forme de la mandibule, en scie comme celle d'*Anurida*.

[2] Schött, mémoire cité, p. 77.

cuticule est un caractère propre aux *Poduridae,* qu'on ne rencontre chez aucun *Isotoma* ou Entomobryide.

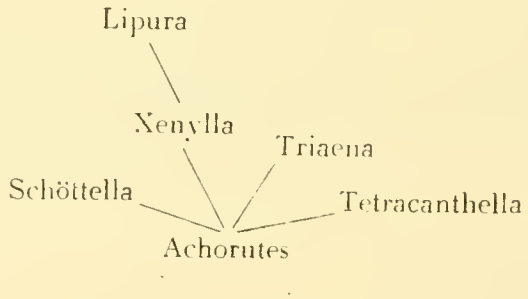
Tetracanthella est, sans conteste possible, un représentant de la série des *Achorutes,* se différenciant du genre type par

la présence de quatre épines anales;

l'allongement de l'organe post-antennaire;

le diamètre réduit de deux des huit yeux qui existent de chaque côté.

Avant d'aborder l'étude d'autres *Poduridae,* que nous reconnaîtrons appartenir à des séries nouvelles, je résumerai les faits phylogéniques établis jusqu'à présent. Les relations des divers représentants du groupe des *Achorutes* peuvent se représenter graphiquement par le schéma suivant :



Groupe des **Achorutides**

6. — GENRE ANUROPHORUS Nicolet.

A. laricis Nicolet.

(Planche V, figures 4 a 10.)

La figure 4 (V) montre l'aspect de l'animal : le prothorax est fortement réduit, du côté dorsal surtout; les intersegments ne sont pas distincts.

La cuticule présente des impressions ovalaires profondes, correspondant à des insertions musculaires; ce n'est point là un caractère spécial à *Anu-*

rophorus[1] : il est seulement beaucoup plus prononcé chez cette forme que chez les autres Collemboles et plus facilement visible à raison de l'éclat presque métallique de la surface du corps.

Il n'y a pas d'appareil du saut : ni rétinacle, ni furca ; mais, comme je l'ai dit à propos de *Lipura, Anurophorus* garde la trace d'une furca disparue, en ce sens que l'article basilaire de cet appendice, soudé au huitième segment à peu près comme chez *Tomocerus* que nous étudierons plus loin, se montre encore intercalé entre les plaques tergale et sternale du septième segment (V, 5).

Système nerveux.

Le système nerveux central (V, 7) se différencie de ceux des formes précédentes par le développement plus grand du cordon abdominal, sur le trajet duquel persistent, au delà de la masse principale du ganglion méta-thoraco-abdominal, des cellules nerveuses ; c'est là un reste d'une disposition archaïque qui ne se rencontre même plus chez *Podura.*

C'est à tort que Tüllberg[2] indique l'absence d'organe post-antennaire parmi les caractères génériques d'*Anurophorus.* Cet organe existe sous forme d'une cupule ovalaire à bords tranchants derrière la base de l'antenne (V, 8, 9) ; s'il a passé inaperçu jusqu'à présent, c'est grâce à sa petitesse et à sa situation dans un creux profond.

Les organes visuels, au nombre de huit de chaque côté, sont des ocelles ou yeux *simples,* analogues à ceux que je décrirai chez *Anuruda maritima* (VI, 11, 12).

On observe aussi à l'extrémité de l'antenne (V, 10), comme chez cette dernière forme, un organe trilobé probablement sensoriel.

Je n'ai rien de spécial à signaler chez *Anurophorus,* à propos du tube digestif et du vaisseau dorsal. Ils présentent les dispositions communes à toutes les espèces étudiées jusqu'ici.

[1] Ce sont, je pense, des impressions semblables que Nicolet a prises pour des stigmates.

[2] Tüllberg, mémoire cité, p. 53.

Organes respiratoires.

V. Lemoine[1] trouve chez *Anurophorus* un système trachéen : « Les trois » paires de pattes présentent à leur base des enfoncements, sortes de vesti- » bules irréguliers qui nous paraissent pouvoir être considérés comme des » chambres stigmatiques. Quelques trachées à direction longitudinale, reliées » par une ou deux branches transversales, peuvent être étudiées à la face » inférieure de l'abdomen. »

Il n'y a ni stigmate ni trachée chez *Anurophorus*.

Système reproducteur.

J'ai représenté figure 7 (V) les organes génitaux d'*Anurophorus* dans un état de développement très peu avancé : les gonades, remplies de cellules non différenciées, sont fusiformes et ne s'étendent pas au delà du cinquième segment. Je n'ai pas rencontré de glande génitale mûre chez les exemplaires que j'ai étudiés : ils avaient été récoltés au mois de mars.

Les orifices génitaux présentent des aspects différents suivant les sexes : chez la femelle (V, 5), à la partie postérieure d'un enfoncement qui occupe le milieu du septième segment et sur lequel s'inclinent quatre soies, s'observe une ouverture transversale bordée d'une lèvre ; chez le mâle (V, 6), l'orifice allongé sagittalement se trouve au centre même d'une area profonde que surplombent des soies nombreuses[2].

Remarques.

La structure des yeux et le caractère archaïque du ganglion abdominal ne permettent pas de rattacher *Anurophorus* directement au groupe des Achorutides.

[1] Victor Lemoine, *Recherches sur le développement des Podurelles.* (Association française pour l'avancement des sciences) (Congrès de la Rochelle), 1882, p. 39 du tiré à part. Les données anatomiques fournies dans ce mémoire sont inutilisables.

[2] D'autres Podurides offrent des différences sexuelles du même genre; je les ai représentées pour *Anurophorus* seulement, parce qu'elles y sont plus distinctes.

C'est néanmoins un type très modifié, comme le montrent :
la réduction du prothorax ;
l'effacement des intersegments ;
la disparition de la furca.

On doit le considérer comme une forme très spécialisée qui se relie au Poduride primitif par une série d'intermédiaires que nous ignorons.

7. — GENRE ANURIDA Laboulbène.

Anurida maritima Laboulbène.

(Planche VI.)

Les figures 1, 2, 3 de la planche VI représentent l'animal sous divers aspects : le prothorax est relativement aussi développé que les autres anneaux thoraciques ; les intersegments sont nettement délimités jusqu'au septième inclusivement.

L'appareil du saut manque et rien, chez l'adulte, ne rappelle sa présence. Ryder décrit chez le jeune nouvellement éclos une paire de protubérances faisant saillie à la partie antérieure du quatrième segment abdominal et qu'il considère comme une furca rudimentaire [1]. A.-M. Claypole, dans son mémoire sur l'embryologie de *Anurida* [2], affirme n'avoir pu retrouver ces productions. Néanmoins, aux débuts de l'incurvation concave de la bandelette embryonnaire, non seulement il existe chez l'embryon des rudiments d'appendices sur le quatrième segment abdominal, — ce qui n'a rien d'inattendu chez un Insecte — mais ils sont plus grands que ceux des autres métamères, les tubercules correspondant au tube ventral exceptés. Ils disparaissent avant l'éclosion, comme les appendices des deux segments précédents.

L'absence de furca est donc, cette fois encore, un caractère secondaire.

Les antennes sont formées de quatre articles, dont les deux derniers, soudés dorsalement, ne sont très distincts qu'à la face ventrale (VI, 9).

[1] J.-A. Ryder, *Development of Anurida maritima*. (American naturalist, vol. XX, 1886.)

[2] Agnès Mary Claypole. *The embryology and oögenesis of Anurida*. (Journal of Morphology, vol. XIV, 1898.)

Fernald [1], abusé par ce détail qu'il n'a pas reconnu, attribue à l'antenne un nombre variable de segments : ordinairement trois, quelquefois quatre; il cherche vainement la cause de cette différence, sans s'apercevoir qu'elle provient uniquement de ce qu'il étudiait l'antenne le plus souvent du côté dorsal. A l'extrémité du quatrième article s'observe un organe, formé de trois protubérances chitineuses arrondies, auquel aboutit l'extrémité du nerf antennaire; sa petitesse ne m'a pas permis d'en élucider la structure interne.

Système nerveux.

Le système nerveux central est construit sur le même type que celui de *Podura* (VI, 13). Fernald [2] en donne une description peu précise, surtout en ce qui concerne le ganglion sous-œsophagien. Trois paires de nerfs seulement partent de ce ganglion, d'après ce naturaliste : « From its anterior » end a pair of stout nerves pass forward to the buccal cavity. A little » behind this, on each side, its give off from its dorsal angle a large nerve » which passes back, branching as it goes, to the posterior extremity of the » buccal pouch of that side... Just below this a smaller nerve is also given » off from the ganglion. » Cela n'est pas très net; et pour autant que je puisse lire la figure 3 (pl. XLVIII) « slightly diagrammatic » et peu claire, la première paire, que l'indication *md, n* me fait supposer devoir être le nerf mandibulaire, est en réalité le rameau correspondant à la lèvre supérieure.

Les yeux, sur la structure desquels je reviendrai, sont des ocelles *simples*, des organes d'un type tout différent des ommatidies que j'ai décrites chez *Podura* et les Achorutides (VI, 11 et 12). Ils sont au nombre de cinq de chaque côté.

L'organe post-antennaire (VI, 7, 8, 11) se présente comme une rosette logée dans une dépression des téguments et formée de huit protubérances arrondies, entourant un cercle central correspondant à la terminaison d'une cellule ganglionnaire.

[1] H.-T. Fernald, *The relationships of Arthropods.* (Studies from the Biological Laboratory of Johns Hopkins University, vol. IV, 1890.)

[2] Fernald, mémoire cité, p. 445.

Appareil digestif.

Je ne dirai rien du tube digestif proprement dit; mais les pièces buccales méritent une mention spéciale.

Chaque mandibule, au lieu de présenter, comme chez les formes précédemment étudiées, la structure d'une puissante pièce trituratrice, se compose d'une tige assez délicate, terminée par une lame à bord interne tranchant, irrégulièrement dentelé; ce n'est plus un organe masticateur, mais une scie destinée à découper les tissus frais des végétaux dont l'animal fait sa nourriture (VI, 4, 5).

La maxille (VI, 6) porte un ensemble relativement simple de quatre pièces soudées au corps de l'appendice [1] : deux griffes médianes dont l'une est munie de cinq dents et l'autre d'une seule, et latéralement deux fines lames dentelées en scies.

Appareil circulatoire.

Le vaisseau dorsal débute à la partie postérieure du septième segment, présente six paires d'ostioles et se continue par une aorte antérieure, comme nous l'avons vu précédemment (VI, 13). Fernald a, d'ailleurs, convenablement décrit ce système [2].

Appareil reproducteur.

Il est construit comme celui de *Podura*. Fernald [3] a donné des canaux évecteurs une description convenable; ce que le même auteur dit de la structure des gonades sera discuté dans des chapitres appropriés.

Position du genre Anurida.

Les espèces du genre *Anurida* se différencient par la forme des tubercules de l'organe postantennaire et par le nombre des yeux (*Anurida granaria* est dépourvu d'ocelle).

[1] Et non « three processes apparently movable », comme dit Fernald, p. 437.
[2] Fernald, mémoire cité, pp. 443-444.
[3] Id., pp. 451-555.

La structure des yeux éloigne *Anurida* de *Podura* et du groupe des Achorutides, et le rapproche de *Anurophorus*. Moins spécialisé que *Anurophorus* au point de vue de la régression du prothorax, *Anurida* offre des caractères plus avancés que cette même forme :

1. la réduction du nombre des yeux ;
2. la disparition plus complète de la furca ;
3. la spécialisation des pièces buccales.

Anurida et *Anurophorus* ne peuvent donc pas être considérés comme dérivés l'un de l'autre ; mais ils constituent deux types très spécialisés appartenant à deux rameaux du groupe des Podurides à yeux simples.

8. — GENRE ANURA Gervais.

Anura muscorum Templeton.

(Planche VII.)

Anura muscorum possède parmi les Podurides un facies spécial, qu'il doit aux protubérances arrondies que portent les régions dorsales et latérales de ses anneaux et aux soies très longues qui les garnissent (VII, 1, 2). — Le prothorax est assez développé ; les intersegments sont très peu distincts, et il s'est développé sur le tubercule anal médian deux protubérances latérales de grandeur semblable à celles des segments précédents (VII, 2, 3).

Le dernier des quatre articles des antennes est étroit, soudé en partie au troisième, ce qui donne à l'organe une forme effilée.

Le rétinacle et la furca manquent, mais on retrouve à la face ventrale du corps la trace du segment basilaire de la furca disparue (VII, 3).

Système nerveux.

Le système nerveux présente la disposition générale ordinaire, avec une condensation de la chaîne ventrale très prononcée : le ganglion thoraco-abdominal, très court, au lieu de se prolonger quelque peu au-dessus du tube ventral, comme chez *Podura*, par exemple, s'arrête avant la fin du métathorax (VII, 7).

Les yeux, au nombre de trois de chaque côté, sont des ocelles simples, extrêmement petits.

Je n'ai pas trouvé d'organe postantennaire, mais Tüllberg en signale chez *A. gigantea* [1].

Appareil digestif.

Les pièces buccales ont subi de profondes modifications : la lèvre supérieure et la lèvre inférieure, par leur accolement et une soudure partielle, forment un tube conique (VII, 4) où se meuvent des mandibules et des maxilles styliformes, ainsi qu'un hypopharynx conique que Tüllberg a sommairement, mais exactement représentés (pl. XII, fig. 23). Sur les côtés de la fente laissée entre les deux lèvres, s'observe à droite et à gauche une pointe chitineuse garnie d'une soie latérale qui a passé inaperçue et que je considère, à raison de son aspect et de sa position, comme représentant un palpe rudimentaire.

Ces organes buccaux sont adaptés à la succion : j'ai toujours rencontré *Anura muscorum* sur des fragments de bois plus qu'humides, en pourriture, et l'intestin moyen ne renferme aucune substance solide. Pour autant qu'on puisse juger d'après la seule structure des pièces, on peut admettre que la ligula joue à l'intérieur du tube labial le rôle de piston et que les maxilles et mandibules agissent comme des stylets perforateurs.

Les glandes salivaires sont énormes; elles s'étendent non seulement dans la région postérieure de la tête, comme chez les autres Collemboles, mais elles occupent encore les portions latérales du prothorax. Leur structure est, d'ailleurs, comme je le dirai plus loin, différente de celle des organes similaires des autres Podurelles. Leur développement considérable me porte à croire que leur sécrétion se répand sur la matière ligneuse qu'entame l'animal et est capable de la ramollir davantage (comme chez des Chenilles perforatrices) : une salive, si elle était chimiquement inactive, serait inutile pour favoriser l'absorption d'une substance déjà liquide.

Contrairement à ce qu'on observe chez les autres Collemboles, la bouche n'est pas une cavité spacieuse, et l'œsophage, au lieu de présenter la cour-

[1] Tüllberg, *Collembola borealia.* (Öfvers. af k. Vet. Akad. Förhandl., 1876.

bure ordinaire, est un tube rectiligne à direction oblique (VII, 7). L'intestin moyen n'est pas régulièrement cylindrique, mais offre des évaginations latérales correspondant aux portions moyennes de chaque segment : Tüllberg a convenablement représenté cette disposition [1].

Appareil reproducteur.

Il rentre dans le type ordinaire.

Relations du genre Anura.

Anura appartient au groupe des Podurides à yeux simples; il présente deux caractères secondaires principaux :

1. l'absence de furca;

2. l'adaptation du tube digestif à une nourriture liquide.

Par ce dernier point très important, *Anura* se rattache à une forme, *Pseudachorutes* Tüllberg, que je n'ai malheureusement pas rencontrée et dont je dois apprécier la position systématique avec la seule description donnée par Tüllberg [2], qui n'a pas été rédigée dans l'esprit qui conviendrait à ce but.

Pseudachorutes présente, comme *Anura* :

a) « instrumenta cibaria ad sugendum accomodata »;

b) « antennae conicae, articulo quarto gracillimo »;

c) « unguiculus inferior nullus ».

Mais : 1. le corps n'est pas couvert de protubérances setigères : « corpus non tuberculatum »;

2. les yeux sont au nombre de huit de chaque côté;

3. il existe une furca, peu développée : « furcula ad tubum ventralem non pertinens ».

Pseudachorutes est donc une forme appartenant à la série d'*Anura*, caractérisée par l'adaptation des pièces buccales à la succion, mais plus rapprochée du type primitif à raison des trois caractères mentionnés ci-dessus.

[1] Tüllberg, *Sveriges Podurider*, pl. XII, fig. 24.

[2] Idem, p. 57 et pl. XII, fig. 11 et 12.

RÉCAPITULATION.

Il résulte de l'étude qui précède :

1° Que *Podura* est le moins spécialisé des représentants du groupe que Tüllberg désigne du nom de « Lipurinae ». S'il ne réalise pas complètement le type primitif, il ne s'en éloigne que par des caractères de très peu d'importance. Aussi convient-il de donner à cette section des Collemboles le titre de « Poduridae », bien mieux justifié que celui de « Lipuridae », qui attribue implicitement à *Lipura*, forme secondaire et terme ultime d'une évolution, une importance systématique exagérée.

2° *Achorutes, Schöttella, Xenylla, Triaena, Tetracanthella, Lipura* constituent un groupe bien circonscrit dont j'ai résumé les affinités respectives page 28.

3° On rencontre à côté des formes précédentes, dont les organes visuels sont des ommatidies du type eucône qui ne diffèrent de celles des yeux composés des Insectes que par un groupement moins compact, des formes à ocelles simples.

Or, les structures respectives des yeux dits composés et des ocelles ont paru tellement irréductibles à un type fondamental commun, que les auteurs les plus autorisés les considèrent comme des productions complètement distinctes, dérivées d'invaginations ectodermiques non homologues. Le cas précisément des Collemboles prouve, ainsi que je le discuterai dans un chapitre spécial, que cette opinion est au moins exagérée. Quoi qu'il en soit, la différence qu'on observe dans les organes visuels des *Poduridae* paraît actuellement suffisante pour justifier leur classement en deux séries divergentes.

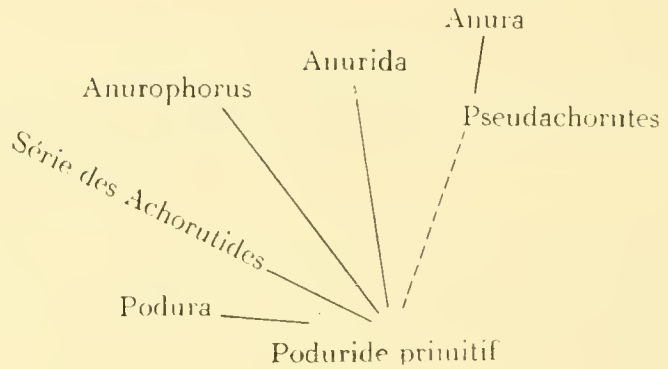
a) Dans la section des Podurides à ocelles, *Anurophorus* et *Anurida* constituent les termes ultimes de deux phyla distincts dont nous ne connaissons aucun autre représentant.

b) *Pseudachorutes*, moins spécialisé que *Anurophorus* et *Anurida* par la persistance d'une furca, ne peut dériver d'aucune de ces deux formes; il ne peut non plus les avoir précédées, car ses organes buccaux sont plus spécialisés que ceux de ces deux genres.

Pseudachorutes et *Anura* constituent donc un groupe spécial, caractérisé par l'adaptation de la bouche à la succion. Faute de documents suffisants concernant *Pseudachorutes* (spécialement la structure des yeux), je ne puis

préciser les affinités du type inférieur de cette série. S'il se faisait que ses organes visuels fussent des ommatidies eucônes, il pourrait se rattacher aux Achorutides. Si, ce qui est plus probable, ce sont des ocelles, il faut lui chercher un ancêtre inconnu plus lointain, plus proche de la souche des Podurides.

Les relations ainsi définies peuvent se représenter par le schéma suivant :



En d'autres termes, le phylum des *Poduridae* débute par une forme sauteuse, à bouche masticatrice; son évolution se manifeste par les spécialisations principales suivantes :

1° La réduction du nombre des yeux : huit [1] de chaque côté d'abord, comme chez *Podura*, *Achorutes*, *Triaena*; ils sont au nombre de cinq chez *Xenylla*, *Anurophorus*, *Anurida*; de trois chez *Anura*; ils manquent chez *Lipura*.

2° La réduction et même la disparition de la furca, qui se manifeste simultanément dans les différents rameaux du phylum [2].

Ces deux spécialisations sont en rapport avec le genre d'existence des Podurides, dont presque tous les représentants vivent sous les pierres, dans

[1] Le nombre primitif des yeux est huit, car c'est celui qu'on observe chez les formes primitives des deux autres sections des Collemboles.

[2] Quelques naturalistes ont divisé les *Lipurinae* de Tullberg en deux groupes qui se différencieraient par la présence ou l'absence de furca : ainsi, Mac Gillivray (*The Canadian Entomologist*, vol. XXVI, 1894) (qui remplace le nom de *Lipura* Bürmeister par celui de *Aphorura*), crée dans ce but les deux divisions de *Poduridae* (*s. str*) et de *Aphoruridae*. Ce mode de classification, qui se trouve en désaccord avec les relations phylogénétiques que je viens d'établir, est artificiel : il réunit en effet dans un même groupe des extrémités de rameaux d'origines diverses.

le sol meuble, sous les écorces, milieux où la lumière est faible et où la faculté de sauter devient inutile.

3° Dans un groupe (*Pseudachorutes-Anura*), l'adaptation à une nourriture liquide : chez des formes qui se rencontrent dans le bois très humide.

En résumé, le fait qui domine l'évolution des Podurides est l'adaptation de formes primitivement sauteuses à l'existence dans des anfractuosités sombres et humides.

B. — SECTION DES ENTOMOBRYIDAE.

Les espèces de ce groupe, beaucoup plus nombreuses que celles des Podurides, se prêtant aussi plus que celles-ci à l'observation, ont été beaucoup mieux décrites par les auteurs qui se sont occupés de la spécification des Collemboles; les figures que donnent Lubbock, Tüllberg, Schött me permettront de ne consacrer à la plupart d'entre elles que des descriptions sommaires. De plus, comme leur anatomie interne est très uniforme, à part quelques exceptions que je signalerai en temps opportun, les dessins représentant les détails d'organisation seront souvent empruntés indifféremment à l'une ou l'autre des formes de cette section.

1. — GENRE ISOTOMA Bourlet.

Isotoma viridis Bourlet.

(Planche VIII, figures 1, 2, 3.)

Le corps se compose de neuf segments, dont le premier (prothorax) est fort réduit du côté dorsal; le septième et le huitième sont les plus développés, sans toutefois notablement dépasser la longueur des précédents. Chaque tergum est formé d'une pièce simple, rigide, sans trace de cette démarcation qui, chez la plupart des Podurides, permet de distinguer antérieurement un intersegment; elle recouvre par son bord postérieur une partie du segment suivant (VIII, 1). Les antennes, un peu plus courtes que la moitié de la longueur du corps, sont formées de quatre articles subégaux.

La furca est fort développée (VIII, 1, 2). Tous les auteurs, LUBBOCK, TÜLLBERG, SCHÖTT et les autres affirment que la furca des *Entomobryidae* est tantôt insérée sur l'avant-dernier segment de l'abdomen (c'est-à-dire sur le segment génital), tantôt, mais plus rarement, sur le segment précédent. TÜLLBERG, par exemple, indique comme caractère des *Templetoninae* (= *Entomobryidae*) : « furcula saepissime in penultimo segmento inserta »[1]; ne feraient exception que quelques espèces du genre *Isotoma* à furca relativement petite : *I. minuta*, *I. quadrioculata*, *I. sexoculata* et *I. fimetaria*, qui l'ont portée par le quatrième segment abdominal[2].

Ces naturalistes ne sont aucunement frappés par la considération que semblable différence entraîne comme conclusion, que le groupe des Entomobryides, et plus spécialement le genre *Isotoma*, seraient diphylétiques : ils font ainsi, sans d'ailleurs s'en apercevoir[3], dériver de deux souches distinctes des formes analogues à tous égards.

En réalité, il n'en est pas ainsi. Chez presque tous les Entomobryides, les premiers articles de la furca sont assez volumineux et reculent par le fait même sous le segment génital; même, comme chez *Tomocerus*, le segment coxal immobile peut se souder par son bord dorsal au huitième segment. Mais, malgré ce déplacement, on constate facilement que l'articulation de la furca se fait avec le septième segment et toujours, aussi bien chez les Entomobryides à appareil du saut fort développé que chez les *Isotoma* à furca réduite, les muscles fléchisseurs et les muscles extenseurs de celle-ci appartiennent au quatrième segment abdominal.

Appareil digestif.

Les pièces buccales appartiennent, chez tous les Entomobryides, au type masticateur.

Chez toutes les espèces que j'ai observées, le tube digestif offre la structure que SOMMER a décrite chez *Tomocerus*[4].

[1] TÜLLBERG, *Sveriges Podurider*, p. 35.

[2] IDEM, p. 47.

[3] Excepté cependant LUBBOCK, qui fait remarquer que la furca des *Degeeriadae*, portée par l'avant-dernier segment, n'est pas homologue de celle de *Podura* et *Achorutes*, insérée sur l'antépénultième. (*Monograph of the Collembola and Thysanura*, p. 70.)

[4] SOMMER, mémoire cité, pp. 693 et suivantes.

Appareil circulatoire.

Le vaisseau dorsal et l'aorte antérieure ont, chez *Isotoma* (VIII, 1), la forme que j'ai décrite chez *Podura*.

Système nerveux.

Le système nerveux central est construit sur le même type que celui de *Podura;* les ganglions céphaliques ont cependant un volume proportionnellement plus grand; le ganglion thoraco-abdominal se termine postérieurement par trois cordons nerveux (IX, 8), offrant ainsi un nerf médian que je n'ai pas observé chez les Podurides.

Appareil reproducteur.

Je n'ai pas rencontré de gonade aux débuts de son développement. Au stade, jeune encore, où les cordons ovariques sont encore visibles et où apparaissent les sphères vitellines des cellules pariétales [1], chaque ovaire comprend : 1° un lobe médian s'étendant sous l'intestin jusqu'à la base du tube ventral, au niveau duquel il se termine sous le ganglion thoraco-abdominal (VIII, 7, *l*) : *lobus internus* de Tüllberg, *Eierstrang* de Sommer; 2° un lobe latéral un peu plus court (*l'*), ayant la forme générale d'une lame verticale, s'étendant, extérieurement par rapport à l'intestin moyen, depuis le rétinacle jusque dans le premier segment abdominal, où il présente son maximum d'élévation. Cette lame irrégulière offre en avant un prolongement supérieur, un autre, inférieur, placé au niveau du lobe médian, enfin une protubérance postérieure, échancrée au niveau du rétinacle pour le passage du cordon latéral émané du ganglion thoraco-abdominal; cette dernière protubérance est désignée sur les figures de la planche VIII sous le nom de lobe postérieur (*l''*). L'ensemble du lobe latéral correspond au *lobus externus* de Tüllberg [2], à la *Keimlappe* de Sommer.

Dans la suite du développement, le lobe médian, buté contre le tube ventral, ne progresse pas; dans l'ovaire mûr, le lobe externe, au contraire,

[1] Ce stade sera défini dans le chapitre traitant de l'ovogenèse.

[2] Tüllberg, *Sveriges Podurider*, pl. X, fig. 12.

s'avance par sa pointe supérieure jusqu'au bord postérieur du mésothorax et par son extrémité inférieure jusqu'au tube ventral; le lobe postérieur s'étend dans le septième segment.

Chaque ovaire débouche par un canal à paroi très mince (« oviducte ») dans un conduit impair médian (« vagin ») aplati, qui présente vers sa terminaison une évagination ventrale bilobée revêtue intérieurement par une cuticule garnie de crêtes [1].

Les testicules présentent sensiblement la même forme que les ovaires (VIII, 9, 10); ils s'ouvrent chacun par un canal extrêmement court (*vas deferens,* Tüllberg) dans un conduit médian impair, piriforme, dont la paroi comprend un épithélium cylindrique et une enveloppe de fibres musculaires. Les « organa accessoria » que Tüllberg représente sur des figures d'ailleurs exactes au point de vue des contours [2], n'existent pas : le « ductus ejaculatorius » (lumière du conduit impair) est limité par un épithélium d'épaisseur uniforme.

Autres espèces du genre Isotoma.

Le genre *Isotoma* est, au point de vue des espèces décrites, le plus riche du groupe des Collemboles; on en cite, dans la région paléarctique, une trentaine dont plusieurs sont représentées par diverses variétés élevées quelquefois au rang d'espèces. Les naturalistes descripteurs cherchent les caractères spécifiques de ces formes dans la structure du mucro, la longueur relative des articles antennaires, le nombre des yeux, le développement relatif des troisième et quatrième segments abdominaux (leurs longueurs respectives sont peu différentes), l'extension de la furca.

Le fait le plus intéressant à mes yeux que présentent les espèces du genre *Isotoma* est le développement inégal de la furca. Tüllberg établit parmi elles deux subdivisions :

a. celles où la furca repliée atteint le tube ventral (voyez par exemple IX, 1);

[1] Voir les figures 38 et 39, pl. XXXV, du mémoire de Sommer.
[2] *Sveriges Podurider*, pl. V, fig. 15 et 16, *oa*.

b. celles où le même organe ne s'avance pas jusqu'au deuxième anneau abdominal [1] : telle la forme que j'ai représentée planche IX, figure 3, et mieux encore *I. quadrioculata,* figurée planche IX (fig. 26) du mémoire de Tüllberg.

Quel est le plus archaïque de ces deux groupes? Autrement dit, l'appareil du saut est-il, dans la série des Isotomiens, en progrès ou en régression? Le cas de *I. quadrioculata,* qui possède une furca presque impropre à la saltation, fait déjà pencher vers la seconde alternative. Je trouve un autre argument en faveur de la même hypothèse dans la corrélation qui se constate chez les divers *Isotoma* entre le développement de la furca, la taille et le nombre des yeux.

Si l'on compare à ce point de vue les espèces citées par Tüllberg [2], on peut dresser le tableau suivant :

ESPÈCES.	Taille en millimètres.	Nombre d'yeux de chaque côté.	OBSERVATIONS.
I. — *Furcula usque ad tubum ventralem pertinens.*			
I. palustris	4	8	Furca insérée sur le 8e segment.
I. olivacea	1 1/4	8	
I. maritima	1 1/3	8	
I. tigrina	1	8	
I. crassicauda	1	8	
II. — *Furcula non usque ad segmentum abdominis secundum pertinens.*			
I. cinerea	1 1/4	8	Furca insérée sur le 8e segment.
I. minuta	3/4	8	Furca insérée sur le 7e segment.
I. quadrioculata	3/4	2	
I. sexoculata	1 1/3	3	
I. fimetaria	1	0	

[1] A une exception près, les dernières sont celles qui portent la furca franchement sur le septième anneau ; c'est chez les premières que Tüllberg déclare le même organe inséré sur le segment génital ; la démarcation entre les deux groupes n'est d'ailleurs pas très nette.

[2] H. Schött et C. Schäffer en citent un plus grand nombre, mais les diagnoses qu'ils donnent ne mentionnent pas la longueur de la furca et ne permettent pas la comparaison voulue.

Les formes à courte furca présentent ainsi une taille moyenne plus faible que celles de la première section et, ce qui est plus démonstratif, on observe chez elles une réduction plus ou moins marquée du nombre des yeux : caractères — le second surtout — apparemment secondaires et en corrélation avec une existence plus souterraine.

On peut donc reconnaître l'existence, dans le groupe des Isotomiens, d'une évolution semblable à celle que présentent les Podurides, conduisant à la régression de l'appareil du saut et liée au même mode de vie de certaines formes. Le fait est d'autant plus intéressant que nous allons voir les autres Entomobryides manifester une adaptation de plus en plus prononcée à la saltation.

2. — GENRE TOMOCERUS.

Tomocerus plumbeus (Linné) Tüllberg.

(Planche IX.)

Le prothorax est fortement réduit (IX, 1); l'arête antérieure du mésonotum touche ou surplombe le bord postérieur de la tête; c'est ce que Tüllberg exprime par les termes « mesonotum prominens ».

Des anneaux de l'abdomen, c'est le troisième qui est le plus long, cas exceptionnel chez les Entomobryides. Le segment génital est plus allongé chez le mâle que chez la femelle (IX, 1, 2). Chacune des trois protubérances du segment anal porte un appendice formé d'une base tégumentaire surmontée d'une pointe chitineuse, plus courte chez le mâle que chez la femelle (IX, 2); il est étonnant que ces trois productions aient jusqu'à présent échappé aux observations; je leur attribue une certaine importance phylogénique, parce qu'elles rappellent, quoique rudimentaires, les « cerci » qu'on rencontre si développés chez divers Thysanoures et Ptérygotes.

Les antennes présentent comme caractère spécial que les segments 3 et 4 sont multiarticulés; le troisième est fort long, le quatrième manque chez une forte proportion des exemplaires, probablement à la suite de mutilation.

Les tibias des pattes sont non seulement « bi-articulatae », comme l'énonce Tüllberg pour exprimer qu'ils sont nettement divisés en deux segments, immobiles d'ailleurs l'un par rapport à l'autre, par un sillon situé près de l'extrémité (IX, 6); mais, de plus, ils présentent vers le tiers basal une seconde incisure moins marquée : ils paraissent donc formés de trois articles soudés.

L'unguis, trilobé, se compose (IX, 6, 7) : *a*, d'une pièce médiane dont la nervure de renforcement présente deux lames bi- ou tridentées [1], et dont le dos est creusé de trois ou quatre fosses transversales; *b*, de deux fortes pointes latérales, que Tüllberg désigne sous le nom de « pseudonychiae ». L'unguiculus est robuste et acuminé.

Le segment terminal du tibia porte dorsalement un organe chitineux formé d'une tige cylindrique surmontée d'une urne évasée; c'est cette production que Tüllberg décrit inexactement sous le nom de « pilus clavatus ». Un *Tomocerus* progressant sur une surface lisse appuie chaque patte, non sur la pointe des ongles comme on s'y attendrait, mais sur le dos de l'unguis fléchi vers l'intérieur; chaque fois qu'il pose l'extrémité d'un tibia, c'est la soie en urne qui touche d'abord le plan de soutien : l'animal en applique le pourtour sur la surface et l'y écrase légèrement, de manière à provoquer l'adhérence de cette espèce de ventouse. *Tomocerus* peut, au moyen de ces organes, marcher lentement sur un plan poli, même dans la position renversée.

La furca est, je le répète, insérée sur le septième segment; mais l'article coxal est placé sous le segment génital et s'y soude même par son bord dorsal (IX, 1). Le ramus porte deux lignes circulaires qui encadrent la région spinifère [2] (IX, 3); comme le tibia des pattes, il paraît donc résulter de la

[1] Tüllberg a mal interprété cette disposition qu'il rend par l'expression : « unguiculus superior duobus dentibus instructus » (mémoire cité, p. 37) : chacune des dents représentées sur ses dessins (pl. IV, fig. 6 et 7; pl. V, fig. 8, 9, 18) provient de la superposition de deux pointes placées à la même hauteur. Si j'insiste sur ce détail insignifiant en apparence, c'est que ce caractère si inexactement interprété est invoqué dans les diagnoses spécifiques.

[2] On observe chez les *Tomocerus*, du côté interne de la base du ramus, un certain nombre d'épines dont la disposition sert à caractériser les espèces (pl. IX, p. 3).

fusion des trois articles. Le mucro, représenté IX, 4, présente à la base deux éminences tranchantes, entre lesquelles débute une crête médiane avec dix dents; la neuvième surtout est bien développée.

Tube digestif et appareil circulatoire.

Chez *Tomocerus,* comme d'ailleurs chez toutes les formes d'Entomobryides où le mésothorax acquiert un très grand développement, la terminaison de l'œsophage se trouve non plus au niveau de la limite entre le pro- et le mésothorax comme chez *Isotoma,* ou dans le prothorax, comme chez la plupart des Podurides, mais au milieu de la longueur du mésonotum. Ce déplacement en arrière de l'origine de l'aorte périœsophagienne entraîne la disparition de la paire mésothoracique des ostioles du vaisseau dorsal.

Sommer a compté, avec raison, cinq paires d'ostioles chez *Tomocerus;* mais les explications qu'il donne sur l'étendue du cœur sont contradictoires : il débuterait postérieurement, d'après cet observateur [1], dans le huitième segment, tandis que la figure 26 de son mémoire place le cul-de-sac initial dans le septième segment. Il compte cinq paires d'ostioles correspondant aux séparations entre les segments : la plus antérieure étant située à la limite entre le méso- et le métathorax [2], la postérieure se rencontre nécessairement au niveau du commencement du septième anneau; déduction qui concorde encore une fois avec les indications de la figure 26, mais qui se trouve en contradiction avec le texte, qui place cette ostiole « auf die Grenze des siebenten und achten Abdominalsegments ». Il y a là, je crois, un lapsus de rédaction plutôt qu'une erreur d'observation.

Remarques.

Tomocerus présente des appendices, les deux « cerci » ventraux, que je considère comme des membres rudimentaires du segment anal. Ce sont les seuls organes de cette nature que j'aie rencontrés dans la série des Collem-

[1] Sommer, mémoire cité, p. 700.
[2] Idem, p. 700.

boles, et ils constituent, à mon avis, un caractère archaïque du genre considéré. Par contre, les *Tomocerus* sont plus spécialisés que les Isotomiens :

a) par la réduction du prothorax et le développement du mésothorax ;

b) par la forme des antennes ;

c) par la présence d'écailles, productions chitineuses qui ne s'observent, chez les Collemboles, que chez un certain nombre d'Entomobryides spécialisés.

Isotoma et *Tomocerus* appartiennent donc à deux rameaux distincts du groupe que nous étudions actuellement.

3. — GENRE SIRA Lubbock.

Sira elongata Nicolet [1].

Cette forme a le mésonotum moins développé que *Tomocerus ;* les antennes sont formées de quatre articles simples, à peu près égaux ; les tibias, comme chez *Tomocerus,* présentent des traces de segmentation.

Le segment furcifère acquiert une importance considérable : sa longueur, sur la ligne médiane dorsale, est quadruple de celle du segment précédent dont le bord postérieur est concave; cette dimension compte pour les deux cinquièmes de celle du thorax et de l'abdomen réunis [2]. Ce développement du septième segment s'accompagne du déplacement vers l'avant des insertions des muscles moteurs de la furca et, nécessairement, d'un accroissement de leur longueur. Cette disposition, qui leur permet de produire, au moment de leur contraction, un mouvement plus grand de la pièce sur laquelle s'attachent leurs tendons, constitue un progrès de l'appareil du saut.

La griffe qui termine la furca est construite sur le même type que celle qui est représentée X, 2; ce type dérive de celui de *Tomocerus* (IX, 4) par la soudure complète au ramus de la base du mucro qui devient cylindrique, et ne conserve que les deux grandes dents terminales.

Sira elongata possède huit yeux de chaque côté. Sa cuticule porte des productions squamiformes.

[1] Consulter les figures 22-35 (pl. VI) du mémoire de Tullberg.

[2] Cette disposition est la même que celle qui est figurée (pl, X, p. 1) pour *Entomobrya*.

Remarques.

Sira, à part la structure des antennes, se rattache au type *Tomocerus,* dont il se sépare par des détails des ongles, du mucro, et principalement par l'allongement du segment furcifère.

Les genres d'Entomobryides que nous allons actuellement rencontrer ne présentent que des caractères distinctifs secondaires : forme des antennes, modifications peu importantes dans les ongles et le mucro, nombre des yeux, présence ou absence d'écailles; plusieurs d'entre eux ont un septième segment très développé. L'uniformité de leur plan d'organisation me permettra de les passer en revue très rapidement, en renvoyant aux figures des mémoires de Tüllberg et de Schött.

4. — GENRE TEMPLETONIA Lubbock [1].

Mésonotum moins développé que chez *Tomocerus;* antennes formées de cinq articles; un seul œil de chaque côté; le quatrième segment abdominal à peu près deux fois aussi long que le troisième; mucro analogue à celui de *Sira;* écailles chitineuses.

Par le développement du quatrième segment abdominal, *Templetonia* se place entre *Tomocerus* et *Sira;* il présente comme caractère secondaire la réduction du nombre des yeux.

5. — GENRE LEPIDOCYRTUS Bourlet [2].

Mésonotum très développé, surplombant la tête; septième segment quatre fois plus long que le précédent; antennes à quatre articles; huit yeux de chaque côté; mucro du type représenté X, 2; écailles.

Est plus spécialisé que *Sira* par l'exagération du mésothorax.

[1] *Sveriges Podurider*, pl. VIII, pp. 15-26.

[2] Espèce étudiée : *Lepidocyrtus lignorum* Fabricius. Consulter les figures 1-11 (pl. VI) du mémoire de Tüllberg.

6. — GENRE CYPHODERUS Nicolet [1].

Mésonotum grand; segment furcifère très grand; antennes à quatre articles; pas d'yeux; mucro indiquant le passage du type *Tomocerus* au type *Entomobrya*. Écailles.

Cyphoderus se rattache à *Lepidocyrtus* et présente comme caractères secondaires la disparition des yeux et les productions chitineuses foliacées portées par les dents de la furca [2]. Il est remarquable que l'habitat souterrain de *Cyphoderus albinus* (cette forme est commensale des nids de fourmis), qui a entraîné la disparition des yeux et du pigment tégumentaire, n'ait pas produit la réduction de l'appareil du saut; cette forme de très petite taille se capture difficilement, à cause précisément de la rapidité de ses mouvements.

7. — GENRE CALISTELLA Reuter [3].

Mésonotum très grand, comme *Lepidocyrtus;* le segment furcifère est énorme, presque aussi long que la moitié du corps; antennes à quatre articles; six yeux de chaque côté; écailles.

Se rattache à *Lepidocyrtus,* dont il se différencie par le développement plus grand du septième segment et par la réduction du nombre des yeux.

8. — GENRE ORCHESELLA Templeton [4].

Mésonotum assez grand, cachant le pronotum; segment furcifère ordinairement deux fois aussi long que le segment précédent; antennes à six articles, longues; six yeux de chaque côté; mucro du type *Isotoma* [5]. Pas d'écailles.

Orchesella peut se rattacher à *Isotoma,* dont il se différencie par la segmentation des antennes et par un accroissement notable du segment furcifère.

[1] Espèce étudiée : *Cyphoderus albinus* Nicolet.
[2] Voir *Sveriges Podurider,* pl. VI, p. 18.
[3] Voir le mémoire de Schött, p. 46 et pl. IV, 1-4.
[4] Espèces étudiées : *O. villosa, O. cincta, O. rufescens.*
[5] Voir les nombreuses figures données par Schött.

9. — GENRE ENTOMOBRYA Rondani [1].

(Planche X, 1, 2, 3.)

Mésonotum cachant le prothorax; segment furcifère grand (X, 1); antennes longues à quatre articles; huit yeux de chaque côté; mucro et ongles figurés X, 2 et 3; pas d'écailles.

Entomobrya se rattache à *Isotoma* et s'en différencie principalement par le développement du segment furcifère. Une forme décrite par Tüllberg, *Corynothrix*, est intermédiaire entre ces deux genres, ainsi que le fait très justement observer H. Schött [2] : la segmentation du corps est semblable à celle d'*Isotoma;* la forme du mucro est celle d'*Entomobrya,* ainsi que le revêtement de soies du corps.

10. — GENRE SINELLA Brook [3].

Se différencie d'*Entomobrya* par la réduction du nombre des yeux : deux à six de chaque côté, suivant le type considéré.

11. — GENRE ACTALETES Giard [4].

Actaletes neptuni Giard.

(Planche X, 4 à 9.)

La tête est proportionnellement très grosse; le prothorax est presque complètement caché par le mésothorax. Des segments abdominaux, les deux premiers sont peu développés; le troisième finit supérieurement en coin, sans atteindre la ligne médiane dorsale, où les cinquième et septième anneaux se

[1] Espèces considérées : *E. corticalis, E. multifasciata, etc.*

[2] Schött, mémoire cité, p. 57, pl. IV, 9-11.

[3] Voyez le mémoire de Schött, p. 53, pl. IV, 5-8.

[4] Consulter, pour une description plus étendue : V. Willem, *Description de Actaletes neptuni.* (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, vol. XXXIV, 1900.)

touchent immédiatement. Le segment furcifère est très grand; sa longueur égale celle de tous les autres segments, thoraciques et abdominaux réunis. La région sur laquelle s'insèrent les muscles fléchisseurs et extenseurs de la furca est très haute et nettement séparée du tergum (X, 4, 5), disposition qui ne se trouve qu'esquissée chez les formes du type *Entomobrya* (X, 1).

Les deux segments terminaux de l'abdomen sont fortement réduits (X, 4, 6, 7) : dorsalement, le huitième est soudé avec le précédent et ne s'en distingue que par une saillie obtuse; ventralement, je ne le trouve représenté que par le pourtour de l'orifice génital. Le neuvième, représenté par les trois protubérance sordinaires (dont la dorsale est peu développée), se trouve caché sous la région tergale du huitième, qui le surplombe.

La figure 9 (X) représente l'extrémité d'une patte : l'unguis est simple, sans dentelures axiales; l'unguiculus se compose d'une grande lame située dans le plan sagittal du système et dont le support élargi est renforcé de deux expansions latérales; l'avant-dernier article de la patte porte dorsalement une production chitineuse aplatie, en forme de feuille simple à limbe ondulé.

Le mucro est un organe à trois folioles dont les pointes se recourbent vers l'arrière; la pièce centrale, creuse, est renforcée par une crête médiane située du côté convexe; les deux pièces latérales, à section transversale triangulaire, présentent un épaississement tranchant du côté concave.

La pointe postérieure du vaisseau dorsal débute, comme chez les autres Podures linéaires, au commencement du septième segment; en raison de la forme de l'abdomen d'*Actaletes,* il se trouve fortement raccourci. Je n'y compte que quatre paires d'ostioles, correspondant respectivement aux parties antérieures des segments 3, 4, 5, 7 : deux paires sont disparues à cause de la rudimentation du prothorax et du segment 6.

Remarque.

Actaletes, par la réduction poussée au maximum du prothorax et des segments 6, 8 et 9, constitue la forme la plus ramassée du groupe des Entomobryides et la plus spécialisée dans le sens de l'adaptation au saut.

RÉCAPITULATION.

Il résulte de ce qui a été exposé dans le cours du chapitre précédent :

1° Que *Isotoma* et *Tomocerus* sont les deux formes les plus anciennes des Entomobryides décrits; tous deux ont conservé la disposition primitive de la segmentation abdominale, et *Tomocerus* présente encore des organes ancestraux, les *cerci;*

2° Dans le groupe des Isotomiens se manifeste une tendance à la régression de la furca et à la disparition des yeux, deux adaptations à une existence souterraine;

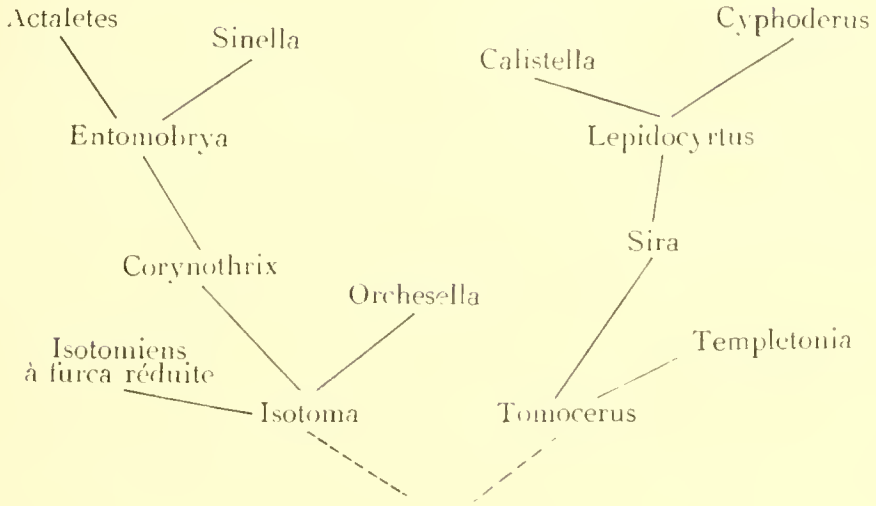
3° Parmi les autres Entomobryides, au contraire, on observe un développement progressif de l'appareil du saut, lié à l'accroissement du segment furcifère et quelquefois à la réduction des segments non porteurs d'appendice. — D'autres modifications moins saillantes portent sur la forme des antennes et le nombre des yeux.

En raison de l'homogénéité de ce groupe, où les genres se distinguent par des combinaisons de caractères peu nombreux et très secondaires, il est difficile d'en établir la phylogénie avec rigueur. Si l'on se guide exclusivement sur le développement croissant du segment furcifère, on arrive à édifier une série ascendante où les formes successives ont tantôt des écailles, tantôt n'en possèdent point. Or, il me semble peu admissible que ces productions aient ainsi apparu et disparu à plusieurs reprises, et à peu d'intervalle, dans le cours de l'évolution d'un groupe restreint.

Il me paraît plus facile de concevoir, au contraire, un développement progressif de l'appareil du saut se manifestant simultanément, par des aspects presque semblables, dans deux phyla différents. Nous avons vu la régression inverse se présenter dans des séries divergentes de Podurides.

Pour cette raison de probabilité plus grande, je m'arrête provisoirement au système suivant qui concilie les faits constatés. Je considère parmi les Entomobryides deux sections distinctes : l'une comprenant les formes sans écailles, avec *Isotoma* comme type primitif; l'autre formée d'espèces à squames chitineuses, avec *Tomocerus* à la base. Et je résume les rela-

tions indiquées à propos de chaque genre par le schéma phylogénique suivant :



RAPPORTS DES ENTOMOBRYIDES AVEC LES PODURIDES.

Les types primitifs de ces deux groupes se différencient par des caractères qui n'ont pas une importance de premier ordre :

1° Chez les Podurides, les téguments sont mous; les segments sont articulés par l'intermédiaire d'intersegments nettement indiqués. — Chez les Entomobryides, les plaques chitineuses sont épaisses, rigides; les terga sont imbriqués et leur articulation deux à deux s'effectue par une membrane amincie située sous le bord postérieur du segment le plus antérieur.

Chez les Podurides, la couche chitineuse porte des protubérances arrondies, relativement grosses, ponctuées (voyez VI, 12 et XIV, 9) et les soies sont rares; tandis que chez les Entomobryides, les granulations de la surface du corps sont des détails difficilement perceptibles et les soies sont beaucoup plus nombreuses. C'est là un caractère d'une importance morphologique fort minime; mais les spécificateurs [1] l'ont mis en lumière, parce que

[1] Tullberg l'exprime par les termes : « Cutis perspicue (non perspicue) granulata ».

sa constance constitue une sérieuse indication pour la détermination d'une « Podure linéaire »;

2° Les gonades sont construites d'après deux types différents : simples chez les Podurides, elles comprennent chez les Entomobryides deux lobes principaux parallèles, l'un interne et l'autre externe.

Ces deux dispositions ont de commun le stade initial qui se rencontre chez le jeune individu, où la gonade est simple et fusiforme; leur différenciation provient du modus de leur accroissement. Nous verrons, à propos de l'ovogenèse, par exemple, que la gonade se remplit, pendant son expansion, d'éléments cellulaires provenant d'une zone germinative située extérieurement, au niveau de l'origine des oviductes. Chez les Podurides, l'organe croît d'abord longitudinalement vers l'avant et vers l'arrière, puis se développe ensuite latéralement vers l'intérieur, poussant des protubérances entre les muscles dorso-ventraux (*a* fig. 3).

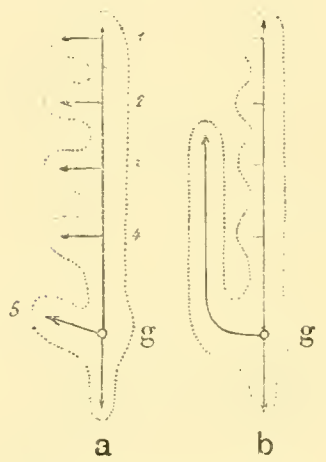


Fig. 3. — Diagramme de l'accroissement de l'ovaire chez les Podurides (*a*) et les Entomobryides (*b*).
g. Région germinative.

Chez les Entomobryides (*b*), le flux des éléments cellulaires partant de *g* (région germinative) se dirige hâtivement vers la protubérance 5, qui s'allonge pour fournir le lobe interne de la gonade. Celui-ci prend précocement la place qu'occuperaient les protubérances latérales d'une gonade du type (*a*) et les empêche de se développer.

Les Podurides et les Entomobryides constituent donc deux phyla divergents; mais les Podurides :

a) par la régression moins accentuée du prothorax;

b) par la persistance des intersegments;

c) par la plus grande simplicité de structure des gonades,

ont une origine plus rapprochée de la souche des Collemboles.

C. — SECTION DES SMINTHURIDES.

1. — GENRE PROSMINTHURUS.

Sminthurus aquaticus Bourlet.

(Planche XI, 1, 2, 3.)

Le corps, globuleux (XI, 1), est composé de neuf segments, comme chez les Podures allongées. C'est à tort que tous les naturalistes ont considéré l'abdomen des Sminthurides comme formé uniquement de deux segments : l'un très grand, portant la furca, et un second, petit, constituant le « croupion ». La tête est proportionnellement très grosse. Le thorax est très ramassé. Dorsalement, derrière les plis qui limitent les trois segments thoraciques, s'observent facilement, chez le Sminthuride considéré, d'autres incisures transversales, bien marquées mais peu étendues, qui indiquent l'existence de trois segments entre le thorax et le segment furcifère. Celui-ci constitue à lui seul la moitié de la masse formée par la condensation longitudinale du thorax et de l'abdomen. L'anneau génital est rudimentaire; le segment anal comprend, comme chez les Collemboles précédemment étudiés, trois protubérances entourant l'anus.

Ce que j'ai vu de l'anatomie interne de cette très petite espèce : tube digestif, système nerveux, ovaire, est indiqué sur les figures 2-3 de la planche XI, et concorde avec ce que je décrirai chez *Sminthurus fuscus*.

Il existe un appareil trachéen : deux troncs partent de la partie postérieure de la tête, aux côtés de l'attache du prothorax, et s'avancent vers l'avant, fournissant quelques rameaux relativement gros et très courts aux régions environnant le ganglion sous-œsophagien et les ganglions cérébroïdes. Ces tubes se distinguent facilement, chez les animaux rendus transparents ou sur les coupes, par la coloration bleu noirâtre de leur enveloppe cellulaire, coloration qui ne se rencontre ailleurs que dans la paroi de la cavité buccale et dans la ligula. Il n'y a pas de trachée dans le thorax et dans l'abdomen.

Remarque.

La forme considérée est rangée par les auteurs parmi les espèces du genre *Sminthurus;* elle s'en distingue cependant par des caractères autrement importants que ceux qu'on invoque dans les diagnoses correspondantes, c'est-à-dire des détails de coloration, de forme d'unguiculus, de soies. En raison de la structure de l'appareil trachéen différente de celui de *Sminthurus* et de la forme de l'abdomen, je fais de *S. aquaticus* le représentant d'un genre spécial que je dénommerai *Prosminthurus,* pour rappeler le caractère archaïque de la persistance de la segmentation abdominale.

2. — GENRE SMINTHURUS Latreille.

Sminthurus fuscus Linné.

(Planches XII, XIII, XIV.)

Le prothorax et le mésothorax sont fort réduits dorsalement; le métathorax et les premiers segments abdominaux sont soudés en une seule masse où ne se distingue pas de division (XII, 1). Le segment génital est représenté dorsalement et latéralement par une paire de tubercules sétigères, ventralement par une bande saillante qui porte l'ouverture génitale (XII, 2, 3). Celle-ci est une simple fente transversale chez la femelle (XII, 2); chez le mâle, on observe une papille columnaire munie à son sommet de soies inclinées au-dessus d'un orifice central (XII, 3).

Le segment anal comprend trois protubérances disposées autour de la terminaison du tube digestif, comme chez les autres Collemboles. Chaque protubérance latérale peut porter une épine courbe, dirigée vers le haut et laciniée à son extrémité (XII, 4); cette production n'existe que chez la femelle (XII, 2) : c'est à tort que Tüllberg, qui la dessine d'ailleurs peu exactement, la représente chez le mâle [1]. Ces épines anales de *Sminthurus* femelle, soit dit en passant, ne sont pas homologues des formations de

[1] Tüllberg, mémoire cité, pl. I, fig. 14, 15, 18.

même nom qu'on observe chez les Achorutides et qui sont, elles, portées par la protubérance anale médiane.

Les antennes sont formées de quatre pièces dont la dernière est multi-articulée.

Le segment basilaire des pattes (spécialement II et III) porte du côté interne une protubérance bilobée creuse (XII, 5), dont la cavité communique avec le système lacunaire sanguin abdominal; elle est formée exclusivement aux dépens de la cuticule et de l'hypoderme, sans adjonction de glande ou de muscle. J'ai examiné de près ces productions si peu développées qu'elles ont jusqu'ici passé inaperçues, parce que je les crois homologues des « parapodes » ou stylets mobiles que divers auteurs, et principalement E. Haase [1] et P. Schmidt [2] ont décrits à la même place chez *Scolopendrella*. Elles acquièrent, en raison de cette homologie, une certaine importance morphologique.

Le trochanter de la patte III est muni, du côté dirigé vers l'abdomen, d'une grosse soie courbe.

Le dernier article des pattes porte un unguis formé d'une griffe solide, flanquée latéralement de deux folioles découpés, et munie dorsalement d'une sorte de capuchon ouvert près de la pointe (XII, 6) [3]. L'unguiculus, extrêmement compliqué, a la forme générale d'un cornet à bord dentelé, enroulé autour d'un axe médian porteur d'un long prolongement effilé. Le Sminthure progressant sur une surface lisse pose chaque patte en la ramenant de l'extérieur vers l'intérieur et garde pendant ce mouvement le tarse fléchi, de manière que le bord du capuchon glisse sur le sol; le frottement écarte ce bord de la pointe de l'unguis et le capuchon ainsi ouvert, et appuyé sur le plan de soutien, fonctionne comme une ventouse qui produit l'adhérence du membre.

Le mucro a la forme d'un cuilleron allongé, soutenu par un axe renforcé

[1] E. Haase, *Die Abdominalanhange der Insekten*. (Morphologisches Jahrbuch, Bd 15, 1889.)

[2] P. Schmidt, *Beiträge zur Kenntniss der niederen Myriopoden*. (Zeitschrift fur wissenschaftliche Zoologie, Bd 59, 1895.)

[3] Comparer cette figure avec celles du mémoire de Tullberg : 8, 9, pl. I.

à la base du côté convexe; le bord interne porte onze denticules, le bord externe montre une dent bien développée et quelquefois une deuxième à peine marquée (XII, 9).

Glandes dorsales. — J'ai découvert sur la ligne médiane dorsale du septième segment, immédiatement en avant du croupion, une paire de petits organes qui s'indiquent extérieurement par deux cercles cuticulaires (XII, 2). Chacun de ceux-ci correspond à une grosse cellule comprise dans la couche hypodermique et située dans l'espace limité par l'angle que fait l'intestin terminal avec l'intestin moyen et par le pli transversal qui sépare les segments 7 et 8. C'est une cellule glandulaire (XIV, 5) communiquant avec l'extérieur par un orifice percé dans le revêtement chitineux du corps et fermé par une plaque avec de nombreux canalicules fins; sous celle-ci s'observe une cavité, limitée par une fine membrane cuticulaire, où vient s'accumuler un produit visqueux que les réactifs fixateurs coagulent sous forme de grumeaux dans la région profonde et de filaments fins de la zone externe. Ces filaments traversent les canalicules de la plaque criblée et s'agglutinent extérieurement en une masse qui occupe la dépression correspondante et qui déborde à la surface du septième segment.

Ces deux organes glandulaires sécrètent vraisemblablement une substance destinée à s'étaler à la surface des téguments.

Système nerveux.

Le système nerveux central est construit sur le même plan que celui de *Podura*. Il faut remarquer que sa condensation d'arrière en avant, tout aussi prononcée que chez les Collemboles allongés, n'est cependant pas proportionnée au raccourcissement général du corps : la masse ganglionnaire thoraco-abdominale, volumineuse, s'étend au delà du tube ventral jusqu'au-dessus du rétinacle, extension qui ne s'observe chez aucun Poduride ou Entomobryide (XIII, 1; XIV, 7).

La figure 2 (XI), correspondant à un *Sminthurus aquaticus* très jeune, montre que la chaîne ventrale est proportionnellement plus développée chez l'individu non adulte; si son importance relative diminue avec l'âge, c'est à

cause de l'accroissement énorme que subit la région du corps qui loge les organes reproducteurs.

Les yeux, au nombre de huit de chaque côté, sont des ommatidies du type cucône, semblables à celles que j'ai figurées pour *Podura*.

Malgré que les auteurs, et Tüllberg en particulier [1], fassent de l'absence d'organe postantennaire un caractère propre aux Sminthurides, on trouve l'organe en question chez *Sminthurus fuscus* représenté extérieurement par un tubercule claviforme situé dans le creux qui sépare la base de l'antenne de l'aggrégat des yeux (XII, 10). La structure, représentée XII, 11, sera décrite ultérieurement.

Sminthurus fuscus appartient à la catégorie des « Setosi » de Tüllberg et porte sur les régions dorsales de la tête et du corps des soies très grandes et barbelées (XII, 10). En coupe (XIII, 10), on trouve sous chaque soie une cellule formatrice n', qui a sécrété autour de la base une bourse chitineuse raccordée à la cuticule, et une cellule neuro-épithéliale n, qui traverse le corps de la précédente et envoie un prolongement filamentaire dans la cavité axiale de la soie. Il faut remarquer l'articulation de celle-ci avec son support : reliée par une membrane flexible au pourtour de l'orifice qu'elle traverse, elle est prise dans un manchon qui épouse la forme étranglée de sa base et lui permet des mouvements oscillatoires, tout en maintenant son implantation.

Appareil digestif.

Je décrirai plus loin, en traitant des Collemboles en général, la partie céphalique du tube digestif de *Sminthurus*. L'intestin moyen et l'intestin terminal ont la même texture que ceux de *Tomocerus* décrits par Sommer, avec une allure différente, plus ramassée : au lieu d'un tube presque rectiligne, c'est un canal courbé en demi-cercle, concave vers le bas, qui doit cette forme au raccourcissement du corps de l'animal et au refoulement qu'il subit vers le haut de la part des organes génitaux en développement (XI, 2, 3).

[1] Tüllberg, mémoire cité, p. 28.

Appareil circulatoire.

Le vaisseau dorsal, très court, s'étend sur le tiers à peu près de la longueur du corps, depuis l'insertion dorsale des muscles rétracteurs des vésicules exsertiles du tube ventral, jusqu'à l'origine de l'intestin moyen, où il se continue par un vaisseau périœsophagien (XIV, 4). Il ne présente que deux paires d'ostioles latérales.

Appareil trachéen.

Sminthurus fuscus possède un système trachéen qui débute, à droite et à gauche, dans le pli vertical formé par la rencontre des téguments de la tête et du prothorax. Il n'existe point là de stigmate proprement dit, limité par un cadre chitineux renforcé, mais un enfoncement, une crypte très irrégulière tapissée du même revêtement granuleux que les régions environnantes. Ce revêtement qui, de face, se montre couvert de petits tubercules ponctiformes disposés en réseaux polygonaux, se prolonge d'ailleurs dans l'origine des gros troncs trachéens, avant de faire place, à une certaine distance de l'orifice, à une paroi beaucoup plus mince, munie de délicates crêtes transversales ondulées, enchevêtrées, qui ne ressemblent que de loin à un épaississement spiraloïde (XIV, 3).

Les auteurs, en général, parlent des stigmates « céphaliques » de *Sminthurus;* E. Haase, d'autre part, déclare que les ouvertures respiratoires appartiennent au bord antérieur du prothorax [1]. En réalité, le vestibule trachéen (XIV, 2) situé sur la limite de la tête et du prothorax, appartient également à ces deux régions : si les orifices très rapprochés des troncs se rendant aux pattes de deuxième et troisième paires (2, 3) et à l'abdomen (a) peuvent être attribués au prothorax, la large ouverture par laquelle débute le paquet de trachées qui se rendent à la région supérieure de la cavité céphalique (c_1) appartient bien à la tête.

Du creux considéré partent :

α. un faisceaux c_1 s'élevant bientôt vers la région supérieure de la tête;

[1] E. Haase, *Die Abdominalanhänge der Insekten*, p. 365.

β. un triple faisceau pour les parties antérieures et externes de la même cavité;

γ. un tronc pour la patte de première paire *du côté opposé;* on observe, en effet, un chiasma inattendu, et d'ailleurs inobservé jusqu'ici, des conduits destinés aux membres prothoraciques, celui partant de droite passant en dessous de l'autre sur la ligne médiane. Tüllberg, qui a convenablement dessiné les origines des troncs trachéens partant du « stigma », n'a pas aperçu cette disposition;

δ. un tronc qui dessert les pattes II et III;

ε. enfin, une branche importante pour l'abdomen, fournissant des ramifications vers les muscles et aux alentours de la chaîne nerveuse.

De tout ceci, Tüllberg [1] n'a représenté que le « stigma » et les origines des gros troncs, et Haase [2] a donné une figure d'ensemble très rudimentaire. Deux caractères archaïques, sur lesquels je reviendrai dans la discussion des affinités de *Sminthurus,* sont à remarquer dans cet appareil trachéen : la structure primitive de la crypte stigmatique et l'absence d'anastomose trachéenne.

Organes reproducteurs.

A. — Sexe femelle. Comme l'a décrit Tüllberg [3], chaque ovaire de *Sminthurus fuscus* a la forme générale d'un tube conique, bosselé, replié sur lui-même en Z, la pointe antérieure de l'organe étant représentée par la branche inférieure de cette lettre et la région élargie, qui se continue par l'oviducte, correspondant à la branche supérieure.

La structure de ces organes, ainsi que celle de leurs conduits évecteurs, est semblable à celle de *Podura.* La disposition repliée des gonades, qui sont au contraire rectilignes chez les Collemboles allongés, est en rapport avec le raccourcissement du corps qui s'observe chez les Sminthurides. La région germinative, celle où persiste un amas d'éléments indifférenciés, est située inférieurement contre la paroi externe de la branche inclinée,

[1] Tüllberg, mémoire cité, pl. II, fig. 14 et 15.
[2] E. Haase, mémoire cité, pl. XIV, fig, 6.
[3] Tüllberg, mémoire cité, pl. II, 10, 11, 12.

donc en un point de l'ovaire placé beaucoup plus antérieurement que chez les Podurides et Entomobryides.

B. — Sexe male. De même que chez la femelle, les deux organes pairs sont repliés en Z, mais ces tubes se différencient en segments successifs de structure, et de fonction, très différentes. Comme les représentations de Tüllberg [1], faites d'après des dissections difficiles et insuffisamment démonstratives, sont incomplètes sous ce rapport, je renvoie au schéma ci-contre (fig. 4), obtenu par la reconstruction d'une série de coupes par la méthode de Born.

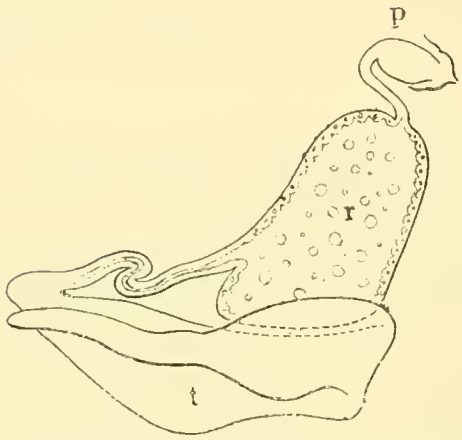


Fig. 4. — *Sminthurus fuscus*, ♂. Organes génitaux; moitié gauche, de profil.

t. Testicule;
r. Réceptacle séminal;
p. Poche éjaculatrice.

On y distingue un testicule conique replié en U horizontal, qui se continue dorsalement par un tube beaucoup plus étroit, cylindrique, légèrement sinueux, tapissé de cellules cubiques. Ce tube aboutit à une grande poche irrégulière limitée par des cellules hémisphériques proéminant dans la cavité; celle-ci contient, chez le mâle adulte, des spermatozoïdes et des productions incolores sphériques, de taille variable, d'aspect très caractéristique grâce au nombreuses vacuoles effilées, disposées radiairement, qu'elles renferment [2]. Cette poche, que j'appellerai réceptacle séminal [3], n'existe pas chez les Collemboles allongés; son rôle est rempli, chez ces derniers, par la cavité centrale même du testicule.

Le réceptacle séminal communique par un canal étroit (*vas deferens* de Tüllberg) avec la poche éjaculatrice (*ductus ejaculatorius* de Tüllberg) impaire, qui se trouve à la base de la papille génitale (XII, 3). Canal défé-

[1] Tüllberg, mémoire cité, pl. II, 1, 2.
[2] Id., pl. II, fig. 8.
[3] Elle correspond à « pars lata testis » des figures de Tüllberg.

rent et poche éjaculatrice sont tapissés intérieurement par une couche chitineuse portant des productions saillantes.

La structure de ce dernier organe n'a pas été comprise par Tüllberg [1] : il dénomme *organa accessoria* deux amas de cellules qui ne sont que des exagérations, en épaisseur, du revêtement cellulaire de la poche; il considère comme un muscle perforé (*musculus ductus translucens, perforatus*) un canal chitineux ventral. En fait, l'organe en question présente, abstraction de ses dimensions moindres et d'une forme plus ramassée, la même structure que la poche des autres Collemboles, que j'ai figurée pour *Podura* (III, 2, 8) et que je décrirai dans un chapitre ultérieur.

Autres espèces du genre *Sminthurus*.

Les diagnoses des espèces décrites du genre *Sminthurus* portent sur des différences de couleur, de taille, de soies, de structure d'unguis (celui-ci est *vaginatus* ou *nudus*, suivant qu'il présente ou non un capuchon). Ce sont là des variations très secondaires que je n'étudierai point, parce qu'elles n'indiquent pas une évolution bien considérable dans le genre en question. Il faut signaler cependant que *S. cæcus* Tüllberg est dépourvu d'organes visuels.

3. — GENRE PAPIRIUS Lubbock [2].

(Planche XI, figures 4-9 et XIV, 6, 7.)

Les formes du genre *Papirius* se différencient des Sminthures, extérieurement par :

1. la forme des antennes (XI, 4), longues et terminées par un article court et piriforme;

2. l'existence à la face dorsale du septième segment d'une paire de protubérances sétigères, figurées XI, 4 et 5.

3. Il n'y a pas de système trachéen; mais je trouve à droite et à gauche,

[1] Tüllberg, pl. II, fig. 3, 4, 5, 6.

[2] Espèces étudiées : *P. cursor* Lubbock; *P. flavo-signatus* Tüllberg; *P. minutus* Fabricius.

à la partie postérieure de la tête, deux enfoncements tégumentaires qui s'avancent horizontalement jusqu'au milieu de la cavité céphalique et s'y mettent en rapport, par un prolongement chitineux plein, avec la région centrale du « tentorium », sur laquelle s'insère le faisceau des muscles dilatateurs postérieurs du pharynx. Ces deux invaginations, qui occupent la place d'une partie des cryptes stigmatiques de *Sminthurus fuscus*, me paraissent devoir être considérées comme les restes d'un appareil trachéen atrophié.

4. Les organes génitaux femelles sont semblables à ceux de *Sminthurus;* mais les organes génitaux mâles présentent des dispositions spéciales. Le testicule, recourbé en Z renversé, débouche directement dans une grande poche séminale tapissée de cellules cubiques et qui se continue par le canal déférent étroit : voir les figures 5 et 6 de la planche XIV et le schéma ci-contre (fig. 5) qui en reproduit la disposition simplifiée. A la poche séminale est annexée une grosse glande accessoire courbée en U, formée de grosses cellules sécrétoires cylindriques entourant un canal qui débouche, vers le milieu de son étendue, près de l'origine du conduit déférent.

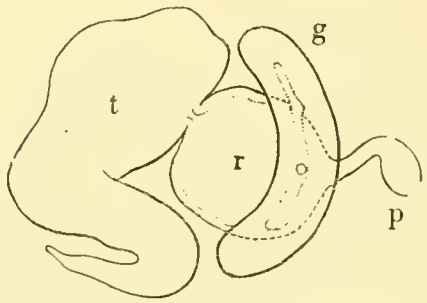


Fig. 5. — *Papirius*. Organes génitaux mâles, de profil; schéma de la figure 6 (XIV).
t. Testicule;
r. Poche séminale;
g. Glande accessoire;
p. Poche éjaculatrice.

J. Lubbock a décrit sommairement la disposition générale de cet appareil reproducteur [1]; mais la figure qui accompagne cette description est presque illisible.

Remarques.

Les espèces du genre *Papirius* se distinguent par la couleur, la disposition des taches, la forme de l'unguis.

[1] J. Lubbock, *Monograph of the Collembola and Thysanura*. London, 1873 (p. 83 et fig. 10, pl. LXII).

Ce sont des Sminthurides présentant comme caractères secondaires principaux :

1. les protubérances dorsales;
2. la disparition presque complète du système trachéen;
3. des spécialisations dans la structure des organes reproducteurs mâles.

4. — GENRE MEGALOTHORAX Willem [1].

Megalothorax minimus Willem.

(Planche XV.)

La tête est proportionnellement très grosse. Les antennes sont courtes, à quatre articles pas très inégaux.

Le thorax est beaucoup plus développé que chez les autres Sminthurides : le prothorax ne manifeste pas de réduction marquée; le métathorax surtout, nettement séparé de l'abdomen, se distingue par ses dimensions considérables. Les coxae des pattes sont remarquablement longues et dirigées vers la ligne médiane du corps (XV, 7); les articulations coxo-trochantériennes des deux pattes de même paire sont ainsi amenées presque au contact, et cela donne aux mouvements des appendices locomoteurs et à la démarche de l'animal une allure spéciale, très différente de celle de *Sminthurus*. Les ongles, très délicats, sont figurés XV, 8.

Le raccourcissement de l'abdomen n'a pas amené la fusion des segments correspondants; leurs limites sont au contraire nettement marquées; même pour la plupart d'entre eux, les plaques tergales se distinguent des régions latérales. De ces segments, le premier est le plus réduit (XV, 1, 2); le quatrième, qui porte la furca, est le plus développé; le segment génital lui-même est bien représenté à la face dorsale.

La colonne basilaire du tube ventral est très longue, ce qui est en rapport avec la station élevée de l'animal due à la longueur de ses pattes; je n'ai pas eu l'occasion d'apercevoir les vésicules exsertiles.

[1] V. Willem, *Un type nouveau de Sminthuride : Megalothorax* (Annales de la Société entomologique de Belgique, t. XLIV, 1900).

Le rétinacle est très petit. La furca, représentée XV, 9 et 3, a des dimensions restreintes, bien que l'animal soit capable d'effectuer des sauts de 1 centimètre de hauteur.

Du système nerveux central, je n'ai vu, par transparence à travers les téguments, que la chaîne ventrale, représentée figure 4 (XV); elle ressemble à celle de *Sminthurus*. Les yeux manquent; je n'ai pas constaté d'organe postantennaire. Par contre, on observe respectivement sur le mésothorax, le métathorax et le quatrième segment abdominal (XV, 1, 2) une paire d'organes constitués chacun par une cupule à bord arrondi, surplombée par un tubercule sétigère développé surtout sur les première et troisième paires (XV, 6) (la deuxième paire ne possède qu'une petite protubérance portant une seule soie). Je n'ai trouvé à ces organes aucun caractère qui puisse les faire considérer comme des glandes; je les regarde, sans preuve bien convaincante d'ailleurs, comme des organes sensoriels. Fait remarquable, ces trois productions sont, d'un même côté, situées en des régions non homologues des trois segments considérés : l'organe métathoracique est porté par l'article basilaire de la patte, les deux autres sont localisés en des régions dorsales des segments 2 et 7 qu'on ne peut nettement définir à cause du manque de démarcation entre les parties de ces segments.

Les pièces buccales sont du type de celles des Sminthures; mais je n'ai pu en étudier les détails, en raison de leur excessive ténuité. L'œsophage diffère de celui des autres Collemboles par l'absence de tubulure plongeant dans la cavité de l'intestin moyen; postérieurement, il présente le léger renflement ordinaire, le soi-disant « jabot ».

Un des caractères les plus intéressants et les plus frappants de *Megalothorax* est présenté par la structure de l'intestin moyen. Au lieu d'être cylindrique, comme chez la grande généralité des Collemboles (excepté *Anura*), il se compose de quatre compartiments sphériques successifs, séparés par des replis transversaux de la paroi intestinale développés principalement à la région ventrale et ne communiquant entre eux que par des orifices très resserrés, reportés à la région dorsale. Ces compartiments sont ordinairement occupés par autant de masses ovoïdes de substances ingérées, formées de matières végétales en décomposition, de couleur brune; visibles par trans-

parence à travers les parois du corps, ces masses constituent quatre grandes taches sombres qui s'aperçoivent au premier examen de l'animal vivant. Une cinquième boule, en voie d'expulsion, peut occuper l'intestin terminal momentanément distendu ; dans les autres circonstances, celui-ci se présente comme un tube cylindrique un peu courbe, à lumière étroite (XV, 4, 11).

Ces loges de l'intestin moyen ne proviennent pas du fait que sa paroi se moulerait simplement sur des masses de nourriture périodiquement avalées et cheminant agglutinées en boules. A l'état de vacuité, en effet (XV, 4), les constrictions persistent dans la paroi revenue sur elle-même.

Il n'y a pas de trace d'appareil trachéen.

Les organes génitaux mâles (XV, 4) sont plus simples que ceux de *Sminthurus* par l'absence de canaux déférents allongés et de spécialisation en régions successives dans la gonade ; leur structure se rapproche de celle des Collemboles allongés, avec une condensation longitudinale en plus.

Position du genre Megalothorax.

Megalothorax est un Sminthuride qui a conservé les caractères archaïques suivants :

1. la forme des antennes ;
2. le développement du thorax, dont seul le premier anneau a subi une légère régression ;
3. la persistance très nette de la segmentation abdominale ;
4. la netteté des deux articles précoxiens des pattes ;
5. la simplicité de l'appareil reproducteur mâle.

C'est donc, sous bien des rapports, le plus archaïque des Sminthurides : il s'est séparé de la souche du groupe avant *Prosminthurus* et *Sminthurus*.

Il offre comme spécialisations secondaires :

a. la disparition des yeux ;

b. les trois cupules sensorielles ;

c. la diminution de volume de l'abdomen, plus ramassé que chez *Sminthurus* ;

d. l'absence d'appareil trachéen ;

e. la structure spéciale de l'intestin moyen.

RÉCAPITULATION.

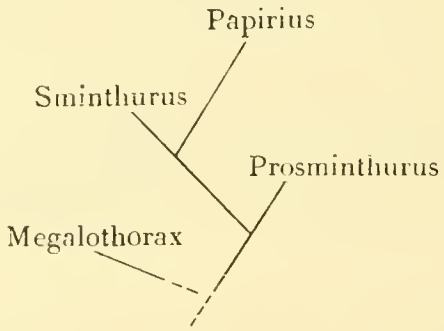
Il résulte de ce qui a été exposé dans les paragraphes précédents :

1° Que *Megalothorax* est le plus ancien des Sminthurides;

2° Que *Prosminthurus*, quoique ayant perdu une partie de l'appareil trachéen, a, en raison de sa segmentation abdominale mieux conservée, une origine plus reculée que *Sminthurus;*

3° Que *Papirius*, pour les raisons énumérées antérieurement, se rattache au groupe *Sminthurus*, dont il est une branche spécialisée.

Ces rapports réciproques des Sminthurides peuvent se résumer graphiquement par le schéma suivant :



L'évolution, dans ce groupe des Sminthurides, a donc produit comme spécialisations :

a) la fusion de plus en plus complète des segments thoraciques et abdominaux en une seule masse globuleuse ;

b) le développement plus considérable de la furca, plus robuste chez les *Sminthurus* que chez *Megalothorax*. Ces deux points marquent un progrès dans la faculté du saut;

c) la réduction et la disparition du système trachéen.

RELATIONS ENTRE LES PODURIDES, LES ENTOMOBRYIDES ET LES SMINTHURIDES.

Les Sminthurides, quoique plus spécialisés que les Podurides et les Entomobryides par la plus grande condensation de leur corps et diverses dispositions qui en découlent, ont cependant conservé certains aspects plus archaïques que les Podurides les plus primitifs eux-mêmes :

1° la présence d'un appareil trachéen, à caractères d'ailleurs très anciens, comme je l'établirai en discutant les rapports des Collemboles avec les Thysanoures [1];

2° la structure de l'organe postantennaire, point que j'examinerai dans un paragraphe spécial.

L'origine des Sminthurides est donc plus rapprochée de la souche des Collemboles que celle des Podurides actuellement connus.

Considérations sur l'évolution dans le groupe des Collemboles.

Il est facile de reconstituer, par la considération des dispositions communes aux types les plus anciens des trois subdivisions des Collemboles, les caractères propres à la *forme ancestrale de ce groupe.*

1. Cette forme ancestrale possède, outre la tête et trois segments thoraciques, un abdomen formé de six segments, dont le premier porte le tube ventral, le troisième un rétinacle, le quatrième une furca saltatoire; le cin-

[1] H. Sabbe déclare, sans en donner explicitement d'ailleurs aucune raison, que les trachées de *Sminthurus fuscus* sont des organes secondaires (*De phylogenie der Insecten, Handelingen van het eerste Vlaamsch Natuur- en Geneeskundig Congres*; Gent, 1897, p. 49). Cet auteur a préalablement admis, en considérant la question de manière incomplète, que la forme ancestrale des Insectes doit posséder dix paires successives de stigmates métamériques, débutant sur le mésothorax; en partant de ce point de départ faux, il est amené nécessairement à considérer les « stigmates céphaliques » de *Sminthurus fuscus* comme une néo-formation; à ce compte, les stigmates prothoraciques et la seconde paire de stigmates métathoraciques de *Japyx* seraient aussi des néo-formations. Il n'existe aucune raison plausible pour défendre semblable hypothèse; il en est de fort bonnes pour la rejeter.

quième est caractérisé par l'orifice génital, le sixième par un anus entouré de trois protubérances.

2. Le système nerveux comprend, outre des centres sus-œsophagiens analogues à ceux des autres Insectes, une chaine nerveuse ventrale composée d'une masse sous-œsophagienne, de deux paires ganglionnaires logées respectivement dans le pro- et le mésothorax, et d'un complexe métathoraco-abdominal s'étendant très peu dans l'abdomen.

3. Le tube digestif, à l'origine duquel sont des pièces buccales masticatrices, présente la structure observée chez *Podura*.

4. L'appareil circulatoire se compose d'un vaisseau dorsal débutant dans le septième segment, présentant six paires d'ostioles et se terminant antérieurement par une aorte péri-œsophagienne.

5. L'appareil respiratoire est représenté par des trachées, sans anastomose longitudinale ou transversale, partant, à droite et à gauche, d'une crypte stigmatique intéressant le pli compris entre la tête et le prothorax.

6. Il n'existe pas de tube de Malpighi; les organes dépurateurs sont représentés exclusivement par le système des cellules adipeuses [1].

7. Les organes reproducteurs affectent la disposition réalisée chez les Podurides : deux longues gonades simples débouchant par un canal court dans un conduit évecteur médian.

Ce type ancestral, ainsi établi, permettra de déterminer les relations des Collemboles avec les autres Insectes.

*
* *

De cette forme ancestrale dérivent, en rameaux divergents, les trois sections principales des Collemboles. L'évolution de ce phylum présente des caractères principaux que je désire mettre en lumière en faisant abstraction des points spéciaux qui ont été traités à propos de chaque subdivision.

I. — Plusieurs rameaux, s'adaptant à une existence souterraine, subissent

[1] Un paragraphe spécial sera consacré plus loin à l'étude de ce système et de son rôle.

la régression plus ou moins avancée des organes visuels et de l'appareil du saut : Podurides, Isotomiens.

II. — Les autres, au contraire, s'organisent davantage pour le saut, par le développement du segment furcifère et de la furca, et par le raccourcissement de la région postcéphalique du corps.

α. Ce raccourcissement amène partout l'effondrement plus ou moins marqué du pronotum entre la tête et le mésonotum, — avec, comme conséquence, la disparition de la première paire des ostioles du cœur, — et, en second lieu, la réduction du segment génital.

β. Poussé plus loin, il entraîne la réduction d'autres segments abdominaux encore : les sixième, huitième et neuvième dans la série des Entomobryides (*Actaletes*).

γ. Chez les Sminthurides, au contraire, où la condensation est maximale, les segments génital et anal sont respectés, mais tous les autres arrivent à se fusionner en une masse globuleuse. Et cette condensation amène le raccourcissement du vaisseau dorsal, l'incurvation du tube digestif, le reploiement en zig-zag des glandes génitales.

III. — Le système trachéen disparaît dans presque toute l'étendue du phylum : on n'en retrouve des restes que chez les Sminthurides.

A.-M. Claypole [1], considérant le cas spécial d'*Anurida maritima*, attribue l'absence de trachée chez cette forme à sa respiration aquatique pendant le temps où elle se trouve submergée. Il ne peut en être ainsi, car *Anurida maritima*, recouvert par la marée haute, s'abrite dans des anfractuosités remplies d'air ou, tout au moins, ne pouvant être mouillé par l'eau, entraîne avec lui une enveloppe aérienne relativement épaisse. D'ailleurs les autres Collemboles, qui ne sont pas aquatiques et qui ne dérivent certainement pas d'ancêtres aquatiques, ont aussi perdu l'appareil trachéen.

Il faut attribuer cette régression à la minceur des téguments et à la taille minime des animaux considérés. Chez les formes de petite taille, le rapport

[1] A.-M. Claypole, *The embryology and oögenesis of Anurida maritima*. (Journal of Morphology, vol. XIV, 1898, p. 273.)

entre la surface externe du corps offerte à l'hématose et le volume de l'organisme est plus considérable que chez les animaux plus volumineux [1]; la respiration cutanée peut, si les téguments sont minces, être suffisante pour rendre superflue l'intervention d'une hématose interne. Cette manière de voir pourrait s'étayer par des exemples choisis dans divers groupes d'Insectes, où se rencontrent souvent de petites formes à stigmates en nombre réduit.

[1] Parce que la surface externe est proportionnelle au carré de la dimension linéaire et le volume des tissus à la troisième puissance de cette même quantité.

THYSANOURES.

Les Thysanoures proprement dits ont fait l'objet de travaux importants déjà nombreux ; grâce aux mémoires de GRASSI [1], de NASSONOW [2], de OUDEMANS [3], de HAASE [4], de FERNALD [5], pour ne citer que les plus remarquables, leur anatomie est suffisamment connue pour qu'il ne soit plus nécessaire d'en reprendre l'étude générale ; quelques points spéciaux seulement sont à revoir, parmi lesquels je m'intéresserai surtout à ceux qui peuvent éclairer leurs rapports avec les Collemboles.

Je commencerai par rappeler succinctement les caractères principaux des diverses formes de Thysanoures, pour pouvoir en discuter les relations réciproques.

1. — GENRE CAMPODEA.

a. Chaîne ventrale comprenant trois ganglions thoraciques et *sept* ganglions abdominaux ;

[1] B. GRASSI, *I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti :*
II. — *L'Iapyx e la Campodea.* (ATTI DELL'ACCADEMIA GIOENIA DI SCIENZE NATURALI IN CATANIA, s. III, vol. XIV, 1885.)
III. — *Contribuzione allo studio dell'anatomia del genere Machilis.* (IDEM, 1886.)
IV. — *Cenni anatomici sul genere Nicoletia.* (BULLETINO DELLA SOCIETA ENTOMOLOGICA ITALIANA, t. XVIII, 1886.)
VI. — *Altre ricerche sui Tisanuri.* (IDEM, 1886.)
VII. — *Anatomia comparata dei Tisanuri.* (MEMORIA DELLA R. ACCADEMIA DEI LINCEI, 1888 ; reproduit dans : ARCHIVES ITALIENNES DE BIOLOGIE, 1889.)

[2] NASSONOW, *Sur la morphologie d'Insectes inférieurs : Lepisma, Campodea et Podura,* TRAVAUX DU LABORATOIRE DU MUSÉE ZOOLOGIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE MOSCOU, t. III, 1887 (en russe).

[3] J.-T. OUDEMANS, *Bijdrage tot de kennis der Thysanura en Collembola.* Amsterdam, 1887.

[4] E. HAASE, *Die Abdominalanhänge der Insekten.* (MORPHOLOGISCHE JAHRBUCH, Bd 15, 1887.)

[5] H.-T. FERNALD, *The relationships of Arthropods.* (STUDIES FROM THE BIOLOGICAL LABORATORY OF THE JOHNS HOPKINS UNIVERSITY. Baltimore, vol. IV, 1890.)

b. Tube digestif rectiligne, sans glande digestive annexe; intestin antérieur mince; intestin moyen simple; intestin postérieur rectiligne;

c. Vaisseau dorsal avec neuf paires d'ostioles (Nassonow);

d. *Trois* paires de stigmates, en apparence thoraciques, mais dont la troisième doit être attribuée au premier segment abdominal (Palmen [1], Haase [2]);

e. Deux ovaires *simples*, s'étendant jusqu'à la limite antérieure du métathorax, oviductes courts, canal médian (« vagin ») simple avec un diverticule dorsal; orifice génital femelle, sur le segment onze, entouré de trois papilles;

Deux longs testicules *simples*, semblables aux ovaires; canaux déférents courts; canal éjaculateur court, s'ouvrant à l'extrémité d'une papille (« pénis »).

2. — GENRE JAPYX.

a. La chaîne ventrale comprend huit ganglions abdominaux;

b. Tube digestif simple, du type *Campodea;*

Pas de tube de Malpighi;

c. Vaisseau dorsal avec neuf paires d'ostioles;

d. Onze paires de stigmates, dont la première (XVI, 8) se trouve dans le prothorax, la deuxième dans le mésothorax, les *troisième et quatrième dans le métathorax*, les sept suivantes chacune dans un anneau abdominal; il existe deux grandes anastomoses trachéennes longitudinales et une toute petite transversale dans le troisième segment;

e. Il existe de chaque côté *sept ovarioles* greffées sur un conduit longitudinal; vagin avec diverticule dorsal; quatre papilles vulvaires;

Deux testicules longs, mais recourbés sur eux-mêmes; canaux déférents longs et sinueux, renflés en une vésicule spermatique; la portion distale du canal éjaculateur peut s'évaginer pour former une sorte de pénis (Grassi).

[1] Palmen, *Zur Morphologie des Tracheensystems.* Leipzig, 1877, p. 121.

[2] Haase, mémoire cité, p. 363.

3. — GENRE MACHILIS.

a. Chaîne ventrale comprenant huit ganglions abdominaux; yeux composés et ocelles;

b. Tube digestif rectiligne; intestin antérieur court et étroit; intestin moyen avec six diverticules antérieurs [1]; intestin terminal rectiligne;

c. Vaisseau dorsal avec neuf paires d'ostioles;

d. Neuf paires de stigmates : la première, mésothoracique, desservant la tête, le thorax et le premier segment abdominal; la deuxième, métathoracique; sept stigmates abdominaux, correspondant aux segments 5 à 11; pas d'anastomose trachéenne;

e. De chaque côté, sept ovarioles à peu près transversales; vagin sans vésicule annexe; quatre longs ovipositeurs;

De chaque côté, trois tubes testiculaires; canaux déférents doubles raccordés par des anastomoses transversales [2], se réunissant en un canal éjaculeur médian qui court dans l'axe d'un pénis.

4. — GENRE NICOLETIA [3].

a. Chaîne nerveuse avec huit ganglions abdominaux;

b. Intestin antérieur long, renflé en *jabot*, suivi d'un *gésier* rudimentaire; intestin moyen simple;

c. Vaisseau dorsal comme chez les genres précédents;

d. Dix paires de stigmates, correspondant aux segments 2 à 11; anastomoses trachéennes longitudinales et transversales;

[1] Grassi, qui appelle ces cæcums poches du gésier ou poches ventriculaires, les homologue au gésier des Lépismides; d'après moi, comme ils appartiennent à l'intestin moyen, ce sont les homologues des *cæcums glandulaires* observés chez divers Orthoptères (Blatte).

[2] De semblables anastomoses, moins développées, sont décrites chez la Blatte : voir Miall and Denny, *The structure and life-history of the Cockroach*, 1886.

[3] Je n'ai pas eu à ma disposition d'exemplaire de *Nicoletia*, ni de *Lepismina*; les caractères énumérés ci-dessus sont empruntés à Grassi.

e. De chaque côté, cinq ovarioles; vagin avec poche dorsale, une glande accessoire impaire; quatre ovipositeurs; « nombreux » tubes testiculaires; canal déférent avec vésicule spermatique; pénis.

5. — GENRE LEPISMINA.

a. Chaîne nerveuse avec huit ganglions abdominaux;

b. Intestin antérieur renflé en *jabot*, gésier rudimentaire; intestin moyen simple;

c. Le vaisseau dorsal est probablement semblable à celui des autres Lépismides;

d. Dix paires de stigmates placés au niveau des intersegments correspondant aux anneaux 2 à 11; anastomoses longitudinales et transversales;

e. De chaque côté, cinq ovarioles; vagin avec poche dorsale, deux glandes accessoires; quatre ovipositeurs courts;

De chaque côté, deux tubes testiculaires; canaux déférents longs et sinueux, avec vésicules spermatiques; pénis.

6. — GENRE LEPISMA.

a. Chaîne nerveuse avec huit ganglions abdominaux (chez quelques espèces, d'après Grassi, la fusion du huitième avec le septième n'en laisse persister que sept); *yeux composés;*

b. Jabot volumineux et gésier très développé; certaines espèces ont des cæcums glandulaires à l'origine de l'intestin moyen; glandes salivaires plus compliquées que chez les autres Thysanoures, par la présence de deux diverticules au canal salivaire impair [1];

c. Vaisseau dorsal avec la disposition ordinaire;

d. Dix paires de stigmates, disposés comme chez *Nicoletia* et *Lepismina;* anastomoses trachéennes longitudinales et transversales;

[1] Voyez la figure 17, page 19, du mémoire de Nassonow.

e. De chaque côté, cinq ovarioles obliquement placées par rapport à l'axe du corps et offrant une disposition qui établit la transition entre l'ovaire plus ou moins métamérique des Thysanoures et l'ovaire des Insectes Ptérygotes; vagin avec poche séminale, deux glandes accessoires [1]; quatre ovipositeurs;

A droite et à gauche, six tubes testiculaires réunis deux à deux; canaux déférents sinueux avec vésicules séminales; pénis [2].

Considérations phylogénétiques.

En résumé, à part le système nerveux et le vaisseau dorsal, dont la structure reste à peu près constante, la disposition des autres appareils va en général se compliquant de *Campodea* et *Japyx* à *Machilis* et aux Lépismides (*Nicoletia, Lepismina, Lepisma*).

I. — Le tube digestif, simple d'abord, avec un intestin moyen qui en forme la portion la plus spacieuse (*Campodea, Japyx, Machilis*), présente chez les Lépismides un jabot et un gésier plus ou moins développé; cette spécialisation conduit à une disposition analogue à celle des Orthoptères [3].

Spécialisation d'un autre ordre : *Japyx* n'a pas de tube de *Malpighi*.

II. — Les gonades, d'abord simples (*Campodea*, testicule de *Japyx*), prennent chez les Thysanoures plus spécialisés une allure métamérique qui conduit à la structure présentée par les Insectes Ptérygotes; le sens de cette évolution est confirmé par l'apparition chez les Thysanoures susdits de glandes accessoires et d'appendices génitaux externes.

III. — L'appareil trachéen le plus primitif est celui de *Campodea*, bien

[1] Voyez, pour ces dispositions, la figure 15, page 25, du mémoire de Nassonow.

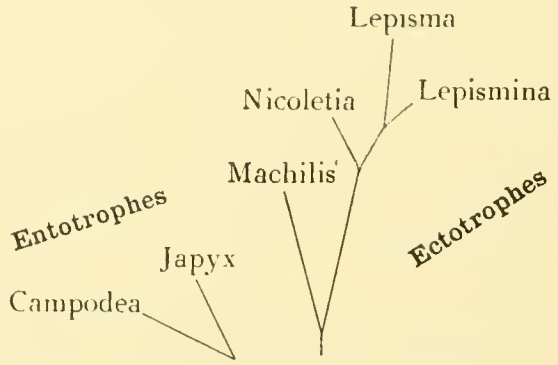
[2] Je renvoie à l'excellente figure du mémoire de Nassonow : 18, page 26.

[3] Au point de vue fonctionnel, cette spécialisation va de pair avec une nouvelle localisation des phénomènes digestifs. Chez les formes à intestin antérieur étroit, ceux-ci se passent exclusivement dans l'intestin moyen ; chez les formes pourvues de jabot, la digestion a lieu principalement dans ce renflement, sous l'influence de la sécrétion salivaire et des liquides digestifs qui y refluent de l'intestin moyen et spécialement de ses cæcums antérieurs (Plateau : *Blatte*); le gésier, dont l'existence accompagne toujours celle d'un jabot, est un appareil valvulaire qui laisse passer les aliments seulement après qu'ils ont subi l'action des liquides digestifs. Semblable spécialisation anatomique, avec la même conséquence fonctionnelle, s'observe dans le groupe des Myriopodes, comme je le montrerai plus tard.

qu'il présente des caractères de régression : les tubes trachéens, sans anastomose, n'ont pas de fil spiral. L'appareil de *Japyx* a conservé une disposition incomplètement métamérique (deux paires de stigmates métathoraciques), qui rappelle la répartition irrégulière des cryptes stigmatiques observées chez les Prototrachéates Chez les autres Thysanoures, on observe des dispositions plus récentes : la répartition métamérique des stigmates, des anastomoses trachéennes longitudinales et transversales (excepté *Machilis*).

En raison de cet ensemble de caractères, il est très naturel d'établir, comme l'a fait Grassi, quatre types (ou familles) dans le groupe des Thysanoures : *Campodea*, *Japyx*, *Machilis*, *Lépismides*, dont les deux premiers sont les plus archaïques.

La disposition des pièces buccales, qui se présente différemment chez *Campodea* et *Japyx* d'une part, chez *Machilis* et les Lépismides d'autre part [1], a permis à Grassi de réunir les deux premiers genres en une section qu'il désigne sous le nom d'*Entotrophes*, et de constituer avec les autres le groupement des *Ectotrophes*. Le classement des Thysanoures, établi de la sorte sur des bases fort rationnelles, peut se résumer par le schéma suivant :



[1] J'examinerai ces structures dans un prochain paragraphe : les mandibules et les maxilles des Entotrophes sont plongées dans un tube formé par les lèvres supérieure et inférieure et par des expansions internes des palpes maxillaires ; chez les Ectotrophes, les mêmes pièces buccales sont à découvert comme chez les Orthoptères.

RELATIONS ENTRE LES THYSANOURES ET LES COLLEMBOLES.

C'est aux Entotrophes que certains auteurs qui ont étudié les Thysanoures ont été incidemment amenés à rattacher les Collemboles; mais Grassi et Haase, qui émettent cette manière de voir, se contentent de l'énoncer accessoirement, en trois lignes, sans la soumettre à la discussion. C'est le caractère entotrophe de la bouche des Collemboles qui a frappé immédiatement ces observateurs; à l'argument tiré de cette structure, Grassi [1] ajoute la simplicité du tube digestif, Haase l'absence d'appendice génital externe [2].

L'étude que j'ai faite de cette question me permet de rattacher les Collemboles à un ancêtre voisin de *Campodea*. Cela ressortira des chapitres suivants, où je me propose d'examiner divers organes chez les Thysanoures et principalement chez les Collemboles; leur structure fournira des documents pour éclairer les rapports entre ces deux groupes et, secondairement, les relations des Aptérygotes avec les autres Insectes.

1. — La bouche des Collemboles comparée à celle des Thysanoures entotrophes.

I. — *La bouche de Sminthurus fuscus.*

(Planches XIII, XVI, 1, 2, 3.)

La bouche présente antérieurement un labrum qui se trouve représenté sur la figure 6 (XIII) et dont il est inutile d'énoncer la description.

A. — Les mandibules, semblables à celles de *Podura* (1, 8, 9), sont formées chacune d'une tige principale robuste portant vers son extrémité une plaque masticatrice épaisse constituée par des productions chitineuses bâton-

[1] Grassi, *Les ancêtres des Myriopodes et des Insectes.* (Archives italiennes de biologie, année VIII, 1899, p. 401.)

[2] E. Haase, mémoire cité, p. 425.

noïdes ou dentiformes juxtaposées; chaque mandibule est en outre terminée par un prolongement muni de cinq ou six dents.

B. — Le stipes de chaque maxille, moins solide, porte distalement des pièces représentées XIII, 2 et 3 : c'est-à-dire, de l'extérieur vers l'intérieur, un groupe de trois crocs courbes accompagnés de trois productions denticulées, constituant par leur ensemble la *mala externa;* une pièce à structure très compliquée, sorte de grattoir ou de carde à crochets courbes arrangés en éventail, flanquée à sa base de deux peignes fins, représentant, à mon sens, la *mala interna.*

Les parties latérales de l'ouverture buccale sont occupées de chaque côté par un « palpe » (XIII, 6, *p*). La base de cette pièce est pourvue d'une enveloppe chitineuse molle, tandis que la région visible à l'extérieur a les téguments rigides et colorés; cette portion distale se compose essentiellement d'une calotte mamelonnée portant deux grandes soies et d'une lame interne en forme de cornet qui l'enveloppe incomplètement. La dissection très pénible de cette pièce buccale ne fournit pas de donnée certaine sur ses rapports, et cela à cause de la délicatesse de ses attaches : une dilacération des organes buccaux la livre adhérente à tous les appendices indistinctement, suivant la direction de l'effort effectué. Mais l'étude de séries de coupes transversales la montre attachée à la maxille, et le petit ganglion basal qui dessert ses soies tactiles est relié par un fin rameau nerveux au ganglion maxillaire. L'organe considéré est donc un palpe maxillaire modifié par une fonction que je définirai plus loin.

C. — L'hypopharynx, très développé, comprend une ligula médiane et deux paraglosses latérales dont la forme est définie par les dessins XIII, 4 et XVI, 1, 2. Lubbock [1] appelle ces paraglosses « the second pair of maxillae », les considérant comme une paire spéciale d'appendices buccaux, en raison de la ressemblance globale de leur forme avec celle de pièces masticatrices. Cette opinion s'est trouvée à un moment déterminé étayée par la description que donnait H. de Saussure de l'hypopharynx d'une forme curieuse d'Orthoptère (*Hemimerus*), où cette pièce (endolabium) aurait été pourvue d'une paire

[1] Lubbock, *Monograph...*, p. 66.

de palpes latéraux [1]. Cette description a été reconnue inexacte en son point capital [2].

En réalité, l'innervation et l'origine embryonnaire de l'hypopharynx contredisent cette opinion qui doterait la bouche des Insectes d'une nouvelle paire d'appendices, plus ou moins rétrogradés chez les formes supérieures. La pièce en question est desservie par un nerf *impair* (XIII, 1, et II, 2, 3) qui aboutit à la partie dorsale d'une masse ganglionnaire multilobée, comprenant deux lobes pour la ligula et un lobe pour chaque paraglosse. Et H. Uzel rapporte que chez l'embryon de *Campodea staphylinus*, les deux paraglosses proviennent de deux protubérances qui apparaissent sur le sternite du segment mandibulaire, tandis que la ligula dérive du sternite du segment maxillaire [3].

D. — Les deux moitiés de la lèvre postérieure sont manifestement formées d'articles successifs, parmi lesquels je distingue (XIII, 5) un submentum (1), un mentum (2), un stipes (3) et une série de protubérances coniques portant des soies latérales multiples, ainsi qu'une soie plus importante terminale. Le stipes montre une ligne de division oblique, limitant incomplètement une portion latérale (p') qui supporte une partie des protubérances sétigères; j'incline à penser que cette annexe du stipes représente un palpe soudé au corps du segment qui le porte. La disposition condensée des quatre groupes d'éminences sétigères, associées deux par deux, ne permet pas de distinguer

[1] H. de Saussure, *Spicilegia entomologica genavensia I*, genre *Hemimerus*. (Mémoires de la Société de physiologie et d'histoire naturelle de Genève, t. XXVI, 1879.)

[2] J. Hansen, *On the structure and habits of Hemimerus talpoides*. (Entomolog. Tidskr., 1894.)

H. de Saussure, *Note supplémentaire sur le genre Hemimerus*. (Revue suisse de zoologie, t. IV, 1896.)

[3] H. Uzel, *Studien uber die Entwickelung der Apterygoten Insecten*. Königgrätz, 1898 (pages 35 et 48).

Depuis le dépôt du présent mémoire, Folsom a défendu à nouveau l'opinion suivant laquelle les paraglosses (qu'il appelle *superlinguae*) constitueraient une paire spéciale d'appendices métamériques (*The segmentation of the insect head*. Psyche, vol. VIII, August 1899). Chez l'embryon d'*Anurida maritima*, ces organes naissent comme une paire de papilles situées, près de la ligne médiane, *entre* les mandibules et les premières maxilles; à ces « superlinguae » correspondrait une paire spéciale (5e) des renflements céphaliques de l'ébauche nerveuse embryonnaire. La question devra être reprise.

parmi ces groupes ceux qu'on peut respectivement homologuer à une « mala interna », une « mala externa » et une extrémité de palpe. Je rappellerai que ces productions terminales sont desservies par trois ganglions (II, 3, 7, et XVI, 1), ce qui constitue un argument en faveur de cette triple subdivision.

Le stipes porte en outre, implantée sur sa face interne le long d'une ligne sinueuse qui est représentée en pointillé sur la figure 5 (XIII), une lame verticale (*v*, XIII, 5, et XIII, 1, *mx''*), qui isole les protubérances sétigères de la cavité buccale; il faut cependant remarquer qu'une partie de leurs soies tactiles s'incurvent vers la bouche en se réfléchissant sur le bord de cette lame pour tâter les matières passant à l'origine du tube digestif.

Plusieurs dispositifs, de natures différentes, maintiennent unies les deux moitiés de la lèvre inférieure : les deux portions correspondant au submentum sont soudées; chaque moitié du mentum est garnie d'un bourrelet saillant ondulé (XIII, 9) qui s'engrène avec son correspondant du côté opposé; l'éminence sétigère la plus interne porte une ventouse pédonculée, en forme d'entonnoir (*t*, XIII, 5), dont le bord circulaire s'applique sur celui de la ventouse en regard.

*
* *

Les figures 1 et 2 (XVI) montrent l'arrangement de ces pièces buccales : en avant se trouvent les mandibules; plus en arrière, les paraglosses; puis les maxilles logées en partie dans le creux compris entre ces deux paraglosses et la ligula; latéralement, les deux palpes, dont les bases sont placées entre ces pièces et la région externe de la lèvre inférieure.

Ces divers appendices sont enfoncés dans une cavité, la bouche, circonscrite en avant par le labrum (XIII, 6), en arrière par le labium et ses deux lames, latéralement par les deux volets que constituent les expansions des palpes maxillaires. Ne dépassent que les pointes extrêmes, dentées, des mandibules qui découpent les substances alimentaires (*Sminthurus* et la généralité des Collemboles se nourrissent de substances organiques) et les

extrémités des maxilles, dont les nombreuses pièces crochues attirent vers l'intérieur de la bouche les parcelles détachées [1].

Telle est la disposition entotrophique de la bouche de *Sminthurus*. Je ferai remarquer en passant qu'on n'y trouve aucune trace des deux replis semi-lunaires *dérivés du segment prémandibulaire* qui, d'après Claypole, fermeraient latéralement la cavité buccale [2].

* * *

La structure de la bouche que je viens de décrire est commune à la généralité des Collemboles. Les mandibules varient peu (excepté chez *Anurida*, etc.); les pièces terminales des maxilles peuvent être plus compliquées

[1] Ces parcelles sont, pour autant qu'on puisse en juger par la structure des organes, dirigées par la pointe molle de la ligula et les paraglosses vers la région de la cavité buccale où fonctionnent les plaques masticatrices des mandibules et où débute le pharynx (XIII, 1).

[2] D'après Claypole (*The embryology and oögenesis of Anurida maritima*), en même temps que les rudiments des antennes, des pièces buccales et des pattes thoraciques, apparaît sur la bandelette germinative, entre les antennes et les mandibules, une paire de tubercules. Plus tard, ils se développent sous forme de deux replis semi-lunaires longitudinaux qui enveloppent latéralement les trois paires de pièces buccales et *constituent chez l'adulte les parois latérales de la cavité buccale*. En raison de son analogie avec les rudiments des autres appendices, Claypole considère cette « additionnal pair of mouth-parts » comme une paire d'appendices métamériques et, à cause de ses relations avec le tritocerebron, l'homologue avec la deuxième paire d'antennes des Crustacés.

La *destinée* des tubercules prémandibulaires chez *Anurida* me paraît avoir été mal observée par Claypole. En effet, les deux volets latéraux de la bouche des Collemboles sont, comme le montrent l'implantation et l'innervation de ces pièces, ainsi que leur homologie de position avec les palpes incontestablement maxillaires des Thysanoures Ectotrophes, des dépendances des premières maxilles.

Les faits observés par H. Uzel chez l'embryon de *Campodea* viennent à l'appui de mon affirmation.

Uzel (mémoire cité) signale aussi sur le segment antémandibulaire une paire de protubérances qu'on doit considérer comme les appendices de ce segment; chacune de ces éminences se transforme chez l'adulte en une lame membraneuse qui couvre l'échancrure triangulaire qui s'est formée entre la base de la lèvre supérieure et la deuxième maxille. La bande chitineuse courbe qui réunissait la protubérance antémandibulaire à la seconde maxille, bande qui correspond au repli semi-lunaire décrit par Claypole, *disparaît presque entièrement* et n'est représentée chez l'adulte que par une crête insignifiante (p. 47 et fig. 85).

que chez *Sminthurus,* mais il n'y a aucun intérêt actuel à se livrer à l'étude ardue de ces productions délicates.

L' « entotrophie » de la bouche s'accentuant conduit à la disposition observée chez *Anura* (VII, 4), où le labrum, le labium et les palpes maxillaires fournissent les éléments d'un tube conique où manœuvrent des stylets perforateurs et un hypopharynx suceur.

II. — *La bouche de Japyx solifugus.*

(Planche XVI, 4, 5, 6, 7.)

J'ai choisi comme point de comparaison, parmi les Thysanoures Entotrophes, *Japyx,* à cause de sa grande taille; j'en donne quelques représentations des pièces buccales, parce que les dessins du mémoire de Grassi [1] sont peu explicites.

La mandibule est figurée planche XVI, figure 7 : sa partie distale est moins compliquée que chez les Collemboles.

Chaque maxille (XVI, 5) se termine par un croc puissant représentant la « mala externa » et cinq productions en forme de peignes, beaucoup moins développées que les pièces correspondant à la « mala interna » de *Sminthurus,* etc. Le palpe maxillaire (*p*) se termine par une protubérance sétigère biarticulée (*p*) et porte intérieurement une lame en cornet qui s'épaissit sur sa face externe en une digitation arrondie avec soies (*p'*); il ferme latéralement la bouche comme son homologue chez les Collemboles.

La segmentation des deux moitiés de la lèvre inférieure (XVI, 4) est peu apparente; distalement, le segment principal se continue par une pièce large et simple munie de nombreuses soies et par une lame interne (X), homologue de celle de *Sminthurus.* Les segments principaux et les segments basilaires des deux moitiés du labium sont soudés.

Le caractère entotrophique des bouches de *Japyx* et de *Sminthurus* résulte donc de dispositions analogues de la lèvre inférieure et des palpes maxillaires. Mais *Japyx* est plus avancé dans cette direction par la *soudure*

[1] Grassi, L'*Japyx e la Compodea*, pl. II.

des deux moitiés du labium; il a conservé néanmoins distincts les palpes labiaux qui sont soudés au stipes chez les Collemboles, et ses mandibules et maxilles sont moins spécialisés dans leur structure que celles des Collemboles types.

*
* *

Quant aux Ectotrophes, leurs pièces buccales ont très approximativement la constitution de celles des Orthoptères proprement dits [1] et les mandibules et maxilles manœuvrent à découvert comme chez ces mêmes Insectes, au lieu d'être enfoncées dans la cavité céphalique comme celles des Entotrophes.

Cet enfoncement est d'ailleurs secondaire : les embryons de *Japyx* (Grassi) et de *Campodea* (Uzel), de même que ceux des Collemboles, ont les appendices buccaux externes; les Entotrophes dérivent d'ancêtres ectotrophes.

2. — Les glandes salivaires et les glandes céphaliques des Collemboles.

Les vraies glandes salivaires des Collemboles n'ont jusqu'ici pas été aperçues; ce que Von Olfers et Lubbock [2] ont considéré comme telles sont des cellules adipeuses accolées à l'élargissement postérieur de l'œsophage, et le conduit supposé de ces soi-disant glandes est vraisemblablement le vaisseau périœsophagien. Ce que Tüllberg a figuré [3] pour *Tomocerus flavescens* correspond à une des glandes céphaliques du tube ventral dont je parlerai bientôt. Les auteurs, Sommer et Fernald, qui ont étudié l'anatomie de certains Collemboles par la méthode des coupes, sont muets sur cette question.

Les glandes salivaires sont représentées à droite et à gauche, chez *Sminthurus* comme chez tous les Collemboles que j'ai étudiés, par un

[1] Je renvoie aux descriptions données par Nassonow (*Lepisma*) et par Oudemans (*Machilis*).
[2] Lubbock, *Monograph...*, p. 74.
[3] Tüllberg, *Sveriges Podurider*, pl. V, fig. 3.

paquet de grosses cellules logé dans la région latéro-supérieure de la cavité céphalique.

Chacune de ces cellules (XIII, 7) présente une région externe à réseau cytoplasmique grossier, brunissant par le traitement au liquide de Hermann, contenant le noyau multilobulé et souvent des boules coagulées de substance sécrétée. Intérieurement, les mailles du réseau protoplasmique sont plus serrées, plus délicates et plus régulières. Au centre de cette région plus claire se trouve l'origine d'un canal excréteur, d'abord mal délimité du réticulum cellulaire et sans paroi propre, occupé souvent par un coagulum axial de substance analogue à celle des masses de la région externe de la cellule.

Le canal excréteur de chaque glande se dirige vers la bouche en côtoyant l'articulation de la mandibule (II, 6), se continue vers son extrémité par un conduit chitineux logé dans une rigole formée par la paroi de la base de l'hypopharynx (XIII, 8), et aboutit dans la cavité buccale latéralement, un peu (50 μ) au-dessus du bord de la plaque molaire de la mandibule (XIII, 1).

Comme je l'ai signalé antérieurement, les glandes salivaires d'*Anura* ont une structure différente : elles sont tubuleuses, formées de cellules à gros noyaux dont le réticule chromatique est tellement régulier qu'il prend l'aspect d'un peloton. Elles s'étendent non seulement dans la cavité céphalique, mais aussi dans le prothorax (VII, 6).

*
* *

Ce ne sont pas là les seules glandes que loge la cavité céphalique; postérieurement, se rencontre de chaque côté un tube glandulaire pelotonné composé de cellules à plateau (Härchensaum) (VII, 6, et IX, 10). Il se continue par un canal rectiligne qui aboutit dans un cul-de-sac peu profond, prolongement postérieur de la fente incomplète qui sépare, intérieurement, les pièces submentales des maxilles de deuxième paire (XIII, 1, 9, *o*, et XVI, 1, 2).

Fernald, qui a découvert le véritable rôle de ces glandes, les fait se réunir, chez *Anurida maritima*, en un canal médian impair « (which) passes forward to the posterior end of the median cleft of the mouth, gaining a

chitinous lining »[1]. Il y a là une inexactitude due à ce que FERNALD n'a pas de la structure de la bouche des Collemboles une idée très précise.

Enfin, débouchent dans le même cul-de-sac maxillaire les conduits courts et coniques de deux glandes sphériques logées, à droite et à gauche, tout contre la paroi postérieure de la tête, en dessous du peloton de la glande tubuleuse. Ces deux organes, qui n'ont jamais été signalés, sont constitués, chez *Sminthurus*, par une douzaine de grosses cellules pyramidales assez semblables à celles des glandes salivaires.

Le liquide déversé au point que j'ai défini ci-dessus ne s'écoule pas vers la bouche, ce dont il est empêché par l'accolement des deux moitiés de la lèvre inférieure, mais suit une rigole laissée entre ces deux moitiés (XVI, 2), pour aboutir à un orifice (*x*, XIII, 1 et 9) qui se trouve ventralement, sur la ligne médiane, au niveau de la séparation entre le mentum et le submentum. Là, les deux bourrelets sinueux que portent les menta (XIII, 9) se relèvent pour former deux lames courbes longitudinales, dont les bords libres, en se superposant, délimitent un tube : la gouttière ventrale. Celle-ci court sur la face inférieure de la tête, du thorax, du premier segment abdominal, sur la face antérieure du tube ventral, et conduit la sécrétion jusqu'au sommet de ce dernier organe.

C'est là une disposition étonnante, mais dont la signification, énoncée par FERNALD, est hors de conteste; on peut retrouver, sur tout le trajet du canal en question, la substance gluante qui couvre les vésicules exsertiles du tube ventral[2].

On ne décrit chez les Thysanoures qu'une paire de glandes salivaires, formées chacune par un tube simple contourné en peloton (excepté chez *Lepisma*), et l'examen de coupes de *Campodea*, de *Machilis* et de *Lepisma*

[1] FERNALD, mémoire cité, p. 450.

[2] Depuis le dépôt du présent mémoire est parue une note (J. W. FOLSOM, *The Anatomy and Physiology of the Mouth-parts of the Collembolan, Orchesella cincta* BULL. MUS. COMP. ZOOL., vol. 35, 1899) où sont niés les rapports des glandes céphaliques avec le tube ventral et où sont inexactement décrits les conduits salivaires; je n'ai rien à retrancher aux lignes précédentes, dont je défendrai l'exactitude dans une notice qui paraîtra prochainement dans les ARCHIVES DE BIOLOGIE.

m'a convaincu qu'il en est bien ainsi. Chez *Campodea*, leurs débouchés se trouvent dans le sillon qui sépare les maxilles de seconde paire, au niveau des palpes, à la face *externe* de la tête [1]. Chez *Machilis*, le canal excréteur unique aboutit entre la lèvre inférieure et la ligula [2]. Chez *Lepisma*, l'orifice a la même situation [3]

Il résulte de ces faits (structure de la glande, position de son orifice excréteur [spécialement chez *Campodea*]) que les glandes céphaliques du tube ventral des Collemboles sont les homologues des glandes salivaires des Thysanoures. Phylogénétiquement, en outre, ce sont des glandes métamériques annexées au segment des secondes maxilles. Il est curieux de voir de semblables glandes, adaptées chez les Collemboles à une fonction spéciale, desservir un organe aussi éloigné que le tube ventral.

On ne décrit pas chez les Thysanoures de glandes homologues des glandes salivaires des Collemboles qui, eux, ont conservé deux paires de glandes métamériques, condition plus archaïque qui les rapproche des Myriopodes où il s'en rencontre souvent plusieurs paires. La ligula de *Campodea* dérivant, selon Uzel, du sternite maxillaire (première paire), on peut conclure par analogie que ces glandes salivaires des Collemboles sont des glandes segmentaires appartenant au segment des premières maxilles.

3. — Les yeux latéraux des Thysanoures et des Collemboles.

Les yeux latéraux de *Lepisma saccharina* sont formés par un aggrégat de douze ommatidies du type cucône, comprenant chacune une cornée, deux éléments cornéagènes, un cône cristallin sécrété par quatre cellules, une rétinule de quatre éléments pigmentés, le tout enveloppé par de petites cellules pigmentaires accessoires. Je suis complètement d'accord avec Fernald sur la description de ces organes qui, comme le dit cet auteur, comptent parmi les plus simples des yeux composés qu'on ait décrits chez les Trachéates [4].

[1] Nassonow, mémoire cité, fig. 24, p. 32.
[2] Oudemans, mémoire cité, p. 65 et fig. 21.
[3] Nassonow, mémoire cité, fig. 8, p. 20, et Oudemans, p. 65.
[4] Fernald, mémoire cité, pp 467-468; fig. 84 et 85.

Les gros yeux latéraux de *Machilis*, malgré le nombre plus grand et l'allongement de leurs ommatidies, ont la même structure fondamentale.

J'ai dit précédemment, à propos de *Podura*, quelques mots sur la structure des yeux chez la plupart des Collemboles. Contrairement à l'opinion émise par tous les auteurs, LUBBOCK et CARRIÈRE [1] entre autres, ces organes ne sont point des ocelles, mais des yeux composés (ou plutôt aggrégés) dont chaque élément est une ommatidie du type eucône.

On y distingue une cornée à faces parallèles (III, 1), une couche cornéagène très rudimentaire, un cône cristallin sécrété par quatre cellules, quatre cellules à bâtonnets formant une rétinule [2], et deux (?) grosses cellules pigmentées enveloppantes.

Semblables organes se rencontrent, d'après mes observations, chez *Podura aquatica, Achorutes viaticus, Isotoma viridis, Tomocerus plumbeus, Orchesella villosa, Sira elongata, Sminthurus fuscus, Papirius fuscus;* tout porte à croire qu'il faudrait ajouter à cette liste d'autres Collemboles sur lesquels mes recherches n'ont pas porté à ce point de vue, et considérer les yeux du type eucône comme propres aux *Sminthuridae,* aux *Entomobryidae* et à une partie des *Poduridae.*

Chez les autres *Poduridae,* les organes visuels sont des ocelles, simples. Je prendrai comme type de description le cas de *Anurida maritima* (VI, 11, 12). On y distingue une cornée biconcave, une couche lentigène où je compte quatre corps nucléaires et, plus intérieurement, quatre cellules rétiniennes pigmentées, à bâtonnets; en un mot, la structure d'un ocelle de disposition peu compliquée [3]. La portion du champ oculaire laissée libre par les stemmates est occupée par les ramifications du nerf optique se

[1] CARRIÈRE, *Die Schorgane der Thiere.* München und Leipzig, 1885.

[2] J'ai observé que le rhabdome de *Papirius fuscus* est formé par la convergence de cinq bâtonnets rétiniens, ce qui est un cas très extraordinaire.

[3] FERNALD décrit comme suit ces organes : « ... each consists of a nearly spherical » mass of protoplasm lying beneath the corneal cuticula, and containing four nuclei » which show several plainly marked chromatin granules. Immediately beneath the pro- » toplasm is a dense mass of pigment, which between the ocelli completely fills the hypo- » dermic cells. What relation such a eye as this has to an ommatidium in uncertain... ». Mémoire cité, p. 448.

rendant à chacun d'eux et par de grandes cellules sphériques intercalaires (VI, 12).

De semblables organes visuels se rencontrent parmi les Poduridae, chez *Anurophorus, Anurida, Anura.* Et chez *Anurophorus,* où le nombre d'yeux est typique (8), ils présentent la même répartition en S que chez les formes à ommatidies eucônes. Cette similitude de nombre et d'arrangement prouve que les stemmates et les yeux eucônes des Collemboles sont des formations homologues, dérivant des mêmes invaginations ectodermiques; conclusion qui apporte une preuve concrète à l'appui de la manière de voir de Grenacher, suivant laquelle les ommatidies de l'œil composé et les ocelles ne sont que des formes évolutives, des stades de formation différents, d'un seul et même type morphologique.

Quelle est, chez les Collemboles, de ces deux structures d'organes visuels, celle qu'on doit considérer comme la forme primitive d'où dérive l'autre? A défaut de documents embryogéniques qui pourraient *peut-être* résoudre cette question, on est réduit à la discuter à la lumière des faits fournis par l'anatomie comparée et à conclure, provisoirement, dans le sens de la plus grande probabilité.

La considération que les ocelles s'observent, parmi les Podurides, chez des formes animales où les organes visuels sont manifestement en régression [1], incite à admettre que ces stemmates sont des productions dérivées de l'ommatidie eucône par la disparition du système lentigène, conclusion qui est d'accord avec des faits observés par Patten dans le développement des ocelles de *Vespa* et de la larve d'*Acilius* [2], et qui autorisent à admettre que les stemmates à deux couches cellulaires de ces Insectes dérivent d'un œil à trois couches (comme l'ommatidie eucône) par l'atrophie ou le développement incomplet de la strate moyenne.

Il faut aussi considérer que si, au contraire, on faisait de l'ocelle la forme primitive de l'œil chez les Collemboles, et partant chez les Thysanoures, on

[1] Au point de vue du nombre : *Anurida* a cinq yeux, *Anura* trois; et de la structure : les yeux d'*Anura* sont extrêmement petits et la couche cornéagène y est rudimentaire.

[2] W. Patten, *Studies on the eyes of Arthropods* : I. *Developement of the eyes of Vespa.* (Journal of morphology, vol. I.) II. *Eyes of Acilius* (Idem, vol. II, 1888.)

devrait nécessairement conclure à la non-homologie des ommatidies, si semblables, de *Podura* et de *Lepisma*.

Je tiens donc comme extrêmement probable que, dans le groupe des Aptérygotes, le type primitif de l'organe visuel est l'ommatidie eucône et que le stemmate de certains Podurides en est une forme dérivée [1].

Je dois faire remarquer que je ne songe pas à étendre cette conclusion à d'autres phyla d'Arthropodes : la structure du stemmate de la larve de *Dytiscus* (Grenacher), où s'est conservée la continuité de ses éléments avec la couche hypodermique et où la disposition d'une invagination simple est si évidente, prouve que chez d'autres Insectes l'ocelle est un type d'organe primitif. J'émets uniquement l'idée, fondée sur les arguments développés ci-dessus, que, parmi les ocelles des Insectes, on peut rencontrer, à côté des organes à simplicité primitive, d'autres formations retournées par une régression secondaire à une structure analogue.

4. — L'organe postantennaire des Collemboles.

J'ai signalé, dans les pages précédentes, cet organe chez les Podurides et *Sminthurus fuscus*. On l'avait décrit chez quelques Collemboles, mais fort sommairement et sans en comprendre la signification : découvert par Laboulbène chez *Anurida maritima*, il a été retrouvé par divers auteurs chez *Isotoma* et quelques *Lipurinae*.

Il se rencontre sous sa forme la plus simple chez *Sminthurus fuscus* (XII, 11). Il y est constitué par une grosse cellule neuro-épithéliale dont le protoplasma, dans la région externe, est disposé en fibrilles rayonnantes convergeant vers un orifice des téguments; par cet orifice s'élève un cylindre cytoplasmique que recouvre une très fine membrane de chitine. La partie extérieure de l'organe se présente comme un tubercule claviforme hyalin, saillant entre la base de l'antenne et le champ oculaire (XII, 10).

[1] Un fait, que j'ai constaté depuis le dépôt du présent mémoire, vient encore corroborer cette manière de voir : *Achorutes inermis*, contrairement aux formes typiques du genre *Achorutes*, possède des organes visuels sans cône cristallin.

Chez *Anurida maritima* (VI, 11), on observe sous les téguments une longue cellule neuro-épithéliale en relation avec un prolongement nerveux émané du nerf optique; elle se termine par une extrémité tronquée, recouverte d'une très mince couche chitineuse, au centre de la rosette formée par les tubercules sphériques dont l'arrangement régulier a frappé Laboulbène (VI, 8). A chacun de ces tubercules creux correspond une cellule chitinogène pigmentée; on doit considérer l'ensemble de ces productions hypodermiques, disposées autour de la terminaison sensorielle, comme un appareil de protection.

Fernald, qui a représenté une coupe axiale de cet organe, n'a rien compris à sa structure, n'ayant pas aperçu la cellule centrale et n'ayant trouvé sous la cuticule qu'une couche informe pigmentée [1].

Par raison d'analogie de structure externe, je considère dans l'organe d'*Achorutes* (IV, 10) la protubérance centrale comme correspondant à la cellule sensorielle et les quatre cônes périphériques comme des formations protectrices. Chez *Lipura* (V, 2), où l'organe est très allongé, la terminaison de la cellule neuro-épithéliale correspond à l'éminence linéaire enserrée par la double série de tubercules qui s'observe au milieu d'une dépression tégumentaire. Chez *Anurophorus* (V, 9) et *Isotoma*, la région sensorielle de l'organe est abritée au fond d'une cupule elliptique à ouverture rétrécie par un rebord tranchant.

L'organe postantennaire des Collemboles comprend donc essentiellement la terminaison d'une cellule neuro-épithéliale en relation avec un rameau du nerf optique, terminaison recouverte par une très mince membrane chitineuse et entourée souvent de formations tégumentaires destinées à la protéger. Cette disposition est semblable à celle de l'organe de Tömösvary de *Lithobius* [2], de l'organe similaire de *Scutigera* non signalé encore, de la fossette en fer à cheval de *Glomeris* qui n'a guère attiré l'attention, toutes formations qui méritent par leur position le nom d'organes postantennaires.

Cette structure fondamentale est aussi celle des cupules antennaires des

[1] Fernald, mémoire cité, p. 449 et fig. 43.

[2] Willem, *L'organe de Tömösvary de* Lithobius forficatus. (Procès-verbaux de la Société macologique de Belgique, 1892.)

Insectes [1], qui sont le siège de la fonction olfactive [2]. Pour autant qu'il soit permis de conclure de la structure d'un organe sensoriel à son rôle physiologique, on peut, par analogie, attribuer aux organes postantennaires une fonction du même genre.

*
* *

L'organe postantennaire, présent chez beaucoup de formes de Collemboles, manque chez les Thysanoures. Le fait qu'il existe chez les Myriopodes montre que c'est une formation archaïque chez les Trachéates et qu'il constitue un caractère d'antériorité des Collemboles vis-à-vis des Thysanoures actuels.

5. — Les appendices locomoteurs des Collemboles.

1. — *Pattes thoraciques.*

Les pattes thoraciques des Collemboles sont composées de sept segments consécutifs [3], non de cinq, comme l'énoncent les auteurs; les inflexions de ces appendices et la forme de leurs segments permettent de les homologuer facilement avec les articles des pattes des Insectes supérieurs; je suis d'accord en ce point avec Tüllberg et les autres observateurs.

Mais entre la coxa et le thorax existent chez les Collemboles deux articles basilaires, très visibles chez les *Poduridae* et les *Sminthuridae* [4] (XII, 5; XV, 7, et diverses figures d'ensemble); ils sont moins développés chez les *Entomobryidae* à mésothorax très grand, où le premier d'entre eux est, à la

[1] Hauser, *Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten.* (Zeitschrift f. wis. Zoologie, Bd 34, 1880.)

[2] F. Plateau, *Une expérience sur la fonction des antennes chez la Blatte.* (Comptes rendus de la Société entomologique de Belgique, 1886.) Contient la bibliographie de cette question.

[3] Les tibias de *Tomocerus* présentent les traces d'une tri-articulation; c'est là une disposition exceptionnelle dont, faute de points de comparaison, je ne puis actuellement définir la signification.

[4] Tüllberg les a sommairement indiqués chez *Sminthurus* (*Sveriges Podurider*, pl. I, fig. 7), mais sans leur attribuer d'importance; il désigne sous le nom de « plicae cuticulae » les sillons qui les limitent.

patte de deuxième paire, recouvert par le mésonotum (IX, 1). Ces deux segments précoxiens sont peu reconnaissables chez les Thysanoures.

On les retrouve chez divers Orthoptères avec des dispositions variables : chez la Blatte, ce sont deux articles mobiles l'un par rapport à l'autre, mais respectivement soudés à la coxa et au sternum [1]. Chez d'autres, comme *Gryllus* et *Locusta*, ils sont unis au thorax dont ils forment la paroi latérale, au point que beaucoup d'auteurs considèrent les éléments de ces segments comme des pièces normales d'un somite typique. La disposition réalisée chez les Collemboles montre que ces « plaques pleurales » sont primitivement des segments de la base de la patte, qui se sont secondairement étalés sur le thorax au point de faire en apparence corps avec lui.

II. — *Tube ventral.*

Le tube ventral se développe chez l'embryon par la fusion de deux protubérances, qui sont les plus volumineuses des saillies que portent les segments abdominaux. Cette fusion est très incomplète chez les *Poduridae*, où l'adulte conserve la trace évidente de cette origine double (IV, 8). Chez les *Entomobryidae* (VIII, 5, 6), on peut distinguer dans cet organe, outre les vésicules exsertiles, trois segments successifs, dont le troisième est représenté par les deux valves (*b*) qui recouvrent les vésicules après leur rétraction [2]. Le tube ventral des Sminthurides, caractérisé par la longueur de ses vésicules exsertiles cylindriques que rétractent deux paires de muscles insérés sur la ligne médiane dorsale de l'abdomen, a été convenablement décrit par Lubbock et Tüllberg : je renvoie à leurs dessins [3].

Le tube ventral a été tour à tour considéré comme un organe servant à la reproduction (Latreille [4], Kolenati [5]); comme un appareil d'adhérence

[1] Miall and Denny, *The structure and life-history of the Cockroach*. London, 1886, p. 61.

[2] Voir aussi les figures 10 et 11, planche VIII du mémoire de Tüllberg.

[3] Lubbock, *Monograph...*, pl. LVII, LVIII, LXII.

Tüllberg, *Sveriges Podurider*, pl. II, 16, 17, 18.

[4] Latreille, *De l'organisation extérieure et comparée des Insectes de l'ordre des Thysanoures*. (Nouvelles Annales du Museum d'hist. nat., t. I, 1832.)

[5] Kolenati, *Zwei neue österreichische Poduriden*. (Sitzungsberichte der k. k. Akademie der Wissenschaften. Wien, Bd XXIX, 1858.)

(De Geer [proparte][1], Nicolet[2], Bourlet[3], Olfers[4], Lubbock[5], Tüllberg[6]); comme une « branchie sanguine » (Haase[7]); comme une espèce d'appareil aquifère (Reuter[8]); enfin, Sommer[9] et Schött[10] tendent à lui attribuer une fonction analogue à celle de la glande du croupion des Oiseaux.

En réalité, le tube ventral est un organe d'adhérence, et cela grâce au liquide gluant qui couvre ses vésicules exsertiles et qui provient, comme je l'ai dit, de glandes céphaliques[11] : la simple observation d'un *Tomocerus* ou d'un *Sminthurus* progressant sur une surface lisse et humide est démonstrative à cet égard. J'admets d'ailleurs aussi, avec Haase[12], que les vésicules, en raison de la minceur de leurs téguments, constituent une région de la surface du corps plus favorable que les autres à l'hématose du courant sanguin qui la baigne, et que ce sont des organes respiratoires.

*
* *

Les auteurs considèrent le tube ventral comme l'équivalent d'une paire de sacs abdominaux de Thysanoure fusionnés : les vésicules exsertiles ont en effet tout à fait la structure de ces organes, qui ont été attentivement décrits par une série d'observateurs (Grassi, Oudemans, Haase, etc.). Il faut remarquer, chose que les auteurs semblent oublier, que les homologues des

1 De Geer, *Abhandlungen zur Geschichte der Insekten*, Bd VII, 1873.

2 Nicolet, *Recherches pour servir à l'histoire naturelle des Podurelles*, 1841.

3 Bourlet, *Mémoire sur les Podures*. (Mémoires de la Société d'agriculture du département du Nord, 1841.)

4 Olfers, *Annotationes ad anatomiam Podurarum*. Berolini, 1862.

5 Lubbock, *Monograph of the Collembola and Thysanura*. London, 1873, p. 69.

6 Tüllberg, *Sveriges Podurider*, 1872.

7 E. Haase, *Die Abdominalanhange der Insekten*, p. 360.

8 Reuter dit avoir vu des *Sminthurus* et des *Isotoma* récolter avec les griffes l'eau qui se trouve sur les poils et l'absorber ensuite par la bouche et le tube ventral. (*Études sur les Collemboles*, I-III, 1880, pp. 15-17.)

9 Sommer, mémoire cité, p. 692.

10 Schött, mémoire cité, p. 37.

11 Sommer et Haase (p. 354) décrivent dans les vésicules exsertiles de grosses cellules soi-disant piriformes qu'ils considèrent comme glandulaires; je vois dans ces éléments de simples cellules chitinogènes constituant la couche hypodermique des vésicules.

12 Haase, mémoire cité, p. 360.

sacs abdominaux sont les vésicules terminales seules : la colonne basale du tube ventral avec ses segments successifs correspond aux membres fusionnés et modifiés du quatrième segment.

III. — *Le rétinacle.*

Les figures IV, 9, IX, 5, et XII, 7 montrent l'aspect de cet organe dans les divers groupes de Collemboles : chez les Podurides, ce sont deux cônes partant extérieurement des crans chitineux solides; chez les Entomobryides et les Sminthurides, on y voit en plus un segment basal obtus qui, chez *Sminthurus,* est garni de quelques soies et, lors de la flexion de la furca, passe entre les deux branches de celle-ci pour s'appuyer sur une surface lisse du manubrium.

On doit considérer le rétinacle comme le résultat de la fusion partielle des deux appendices ventraux du troisième segment abdominal : le segment basal représente les coxae soudées, les deux cônes latéraux, des tibias fortement modifiés pour une fonction spéciale.

IV. — *La furca.*

On distingue ordinairement, dans la furca, un manubrium et deux branches (rami, dentes) terminées chacune par une griffe ou mucro. Dans cette série de segments, le ramus est l'homologue du tibia d'une patte thoracique : cela est démontré non seulement par sa position, mais par ce point très spécial que chez *Tomocerus,* où le tibia est triarticulé, le ramus présente un caractère similaire. Le manubrium, dans le même ordre d'idées, s'identifie avec un double fémur; deux segments peu importants qui le précèdent (VIII, 2, 3, 4; IX, 1; X, 1, 4), — et que les auteurs ne représentent jamais, — s'homologuent respectivement au trochanter et à la coxa.

De plus, en avant de celle-ci s'observe (VIII, 2, 3, 4; IX, 1; X, 1, 4) une pièce souvent volumineuse, que je considère comme l'équivalent morphologique des deux segments précoxiens d'un appendice typique. Cette pièce est remarquablement développée chez *Actaletes* (X, 4); elle persiste, comme je l'ai montré pour *Anurophorus* (V, 5) et pour *Anura* (VII, 3), chez des formes où la furca est disparue.

Dans cette paire d'appendices modifiés qui constitue la furca, s'observent une série de dispositions adaptées à sa fonction spéciale :

a) coxae, trochanters et fémurs des deux côtés sont fusionnés sur la ligne médiane;

b) le tarse est à peine mobile sur le tibia et l'extension de son jeu est limitée par des épaississements chitineux du mucro et du bord antérieur[1] du ramus s'appuyant les uns contre les autres; chez beaucoup d'Entomobryides, les deux pièces sont même soudées;

c) la base du ramus peut porter antérieurement des crans d'arrêt (*Sminthurus*, XII, 8), dans l'un desquels s'emboîte le bord tranchant du manubrium au moment de l'extension de la furca.

Toutes dispositions concourant à donner une plus grande rigidité à l'organe à l'instant de sa détente brusque. Il ne persiste pour ces pièces que des mouvements correspondant à l'extension et à la flexion de l'ensemble de l'appareil : mouvements commandés d'une part par des muscles extenseurs s'insérant aux bords postérieurs du trochanter et du fémur et par un muscle (intrafémoral) raidisseur du tibia (VIII, 2); d'autre part par un muscle fléchisseur appartenant au septième segment et inséré sur le bord antérieur du trochanter.

A l'état de repos (VIII, 1), la furca est fléchie sous l'abdomen, et deux arêtes tranchantes portées intérieurement par les bases des dentes (XII, 8) s'accrochent aux crans latéraux des branches du rétinacle maintenues écartées par les muscles propres de cet organe (IX, 5). Le rôle de cette espèce de déclic est de ne libérer la furca, lors de son extension, qu'au moment où la contraction des muscles extenseurs a atteint un certain degré et conséquemment avec une vitesse initiale augmentée.

*
* *

Je viens de considérer chaque moitié de la furca comme un appendice

[1] Dans la description de la furca, je la suppose, pour la facilité des explications, à demi étendue (VIII, 3), dans une position analogue à celle des pattes thoraciques.

locomoteur adapté à une fonction spéciale, homologue par conséquent d'une patte thoracique. Je dois à ce propos examiner l'opinion très différente de E. Haase et dire pour cela quelques mots de la signification attribuée aux appendices abdominaux des Thysanoures.

Latreille [1], Gervais [2], Burmeister [3], Balfour [4] ont considéré ces appendices comme des pattes rudimentaires. Wood-Mason [5] a voulu préciser davantage l'identification : d'abord, s'appuyant sur les affinités des Insectes avec les Crustacés, il soutint que les stylets portés par les hanches des pattes thoraciques de deuxième et troisième paires chez *Machilis* ont la signification d'exopodites, les pattes elles-mêmes correspondant à des endopodites. Dans le même système d'interprétation, les appendices abdominaux de *Machilis,* en raison de leur ressemblance avec les stylets des pattes thoraciques, sont aussi des exopodites. Par contre, les stylets coxaux de *Scolopendrella,* situés à l'intérieur des pattes locomotrices, sont des endopodites et les pattes elles-mêmes de *Scolopendrella,* ainsi que celles des Myriopodes, correspondent à des exopodites [6].

Grassi [7] soutient une opinion analogue.

Contrairement aux auteurs précédents, E. Haase [8] défend l'idée que les appendices coxaux des pattes de *Scolopendrella* et de *Machilis* sont des formations tégumentaires ayant la signification de simples soies modifiées. Après examen des organes en question, j'admets, pour les raisons qu'invoque Haase (pp. 397-98) contre Grassi [9], que les stylets coxaux de *Scolopen-*

1 Latreille, *De l'organisation extérieure et comparée des Insectes de l'ordre des Thysanoures.* (Nouvelles Annales du Museum, t. I, 1832, p. 175.)

2 Gervais, *Histoire naturelle des Insectes Aptères,* t. III, 1884.

3 Burmeister, *Handbuch der Entomologie,* Bd II, 1838, p. 454.

4 Balfour, *Treatise of comparative embryology,* 1880, p. 353.

5 Wood-Mason, *Entomological Notes...* (Transactions of the Entomological Society, 1879, pp. 156 et 158.)

6 De sorte que, dans cette hypothèse, les appendices locomoteurs des Myriopodes et des Insectes ne sont pas des formations homologues !

7 Grassi, *Morfologia delle Scolopendrelle,* 1886.

8 E. Haase, *Die Abdominalanhänge der Insekten,* p. 396.

9 Grassi, *Anatomia comparata dei Tisanuri,* 1888, p. 38.

drella [1] et les appendices des pattes thoraciques de *Machilis* sont des soies fortement développées. Mais je ne partage plus l'avis de HAASE, quand il étend cette manière de voir aux « stylets abominaux » (Abdominalgriffel) de *Machilis,* qui, selon GRASSI et lui, ressemblent étonnamment aux appendices des hanches thoraciques. Je vois en cela un phénomène de convergence présenté par un organe en régression très avancée, qui arrive à ressembler à une autre production, primordialement de peu d'importance.

Je me refuse à considérer ces organes abdominaux comme des « soies spiniformes fortement développées, dans la cavité desquelles des éléments mésodermiques : corps adipeux, tissu conjonctif et liquide sanguin, sont pénétrés secondairement ». Car cette hypothèse de HAASE entraîne comme conséquence inévitable cette affirmation, que la furca des Collemboles, avec son développement si considérable, ses segments consécutifs facilement homologables à ceux d'une patte thoracique, et surtout malgré son origine embryogénique semblable à celle des autres membres métamériques, n'est que le résultat de la fusion de deux épines épidermiques modifiées. Semblable opinion n'est pas soutenable; E. HAASE n'eût pas émis sa théorie si, au lieu de débuter par l'étude des organes atrophiés des Thysanoures, il avait examiné d'abord la furca des Collemboles.

Il faut donc revenir à l'opinion première qui considérait les appendices abdominaux des Thysanoures comme des pattes en régression.

6. — Le système adipeux des Collemboles.

(PLANCHE XIV, 8, 9, 10, 11.)

Les Thysanoures, sauf *Japyx,* possèdent comme appareil excréteur des tubes de MALPIGHI annexés à l'intestin terminal et semblables par leur structure à ceux des Orthoptères. *Japyx,* ainsi que les Collemboles, sont

[1] P. SCHMIDT, depuis lors (*Beiträge zur Kenntniss der niederen Myriopoden.* ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE, Bd 59, 1895), s'appuyant sur la découverte d'une glande (?) située à la base de ces « parapodies », les considère à nouveau comme des pattes rudimentaires munies d'une glande coxale. Je me refuse à admettre, sur des preuves aussi fragiles que celles qu'on invoque, une hypothèse qui conduit à la non-homologie des pattes chez les Myriopodes et les Insectes.

dépourvus de ces organes; l'excrétion est, chez eux, dévolue au système des cellules adipeuses. Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier ces éléments chez *Japyx,* faute de matériaux convenablement fixés; je vais en examiner la structure et la fonction chez les Collemboles.

Dans les régions favorables, la couche hypodermique se montre, chez *Sminthurus,* nettement constituée par deux espèces de cellules, disposées en deux assises qui s'engrènent (fig. 8, pl. XIV). Les unes, immédiatement appliquées sur la couche de chitine, à cytoplasme pigmenté, à réseau chromatique très serré, sont les cellules chitinogènes. Les autres, plus internes, plus volumineuses, présentent un noyau à réticulum plus lâche; leur corps cytoplasmique loge des globules graisseux dont le nombre et la taille varient, ainsi que de grandes vacuoles dont le contenu est formé principalement de concrétions que nous étudierons plus loin.

On voit en d'autres régions, principalement à la face ventrale de l'abdomen chez les jeunes individus, des groupes de semblables éléments, *toujours entourés par la lame basilaire de l'hypoderme,* proéminer dans la cavité générale du corps sous forme de protubérances plus ou moins volumineuses, qui peuvent d'ailleurs se séparer de leur point d'origine.

C'est chez les « Podures linéaires » que cette disposition s'observe le plus aisément. Là, les éléments en question constituent, outre la couche plus ou moins épaisse qui double l'hypoderme, des paquets sphériques ou allongés, des lambeaux découpés, distribués dans toute la cavité du corps [1] (XIV, 9). Chez les Sminthuridés, ces paquets, globuleux, pressés les uns contre les autres, ont des limites respectives plus difficilement reconnaissables.

Ces éléments à globules graisseux et à concrétions ont été remarqués par Sommer [2], qui notamment signale chez *Macrotoma,* entre la couche des

[1] Deux amas piriformes qui flanquent latéralement la partie terminale de l'œsophage méritent une mention particulière (XIV, 4), parce qu'ils correspondent probablement à ce que Olfers et Lubbock ont pris pour des glandes salivaires. Ces amas sont représentés sur la figure 55 du mémoire de Nassonow, concernant *Lipura.*

[2] Sommer, mémoire cité, p. 688.

cellules cylindriques qui constitue l'hypoderme et la membrane basale de cet épithélium, une couche *réticulée* formée de travées de protoplasme en continuité avec les éléments de la couche chitinogène (fig. 2, pl. XXXIV); ces travées renferment des noyaux cellulaires et limitent des vacuoles où s'observent des gouttelettes de graisse et souvent des concrétions; elles semblent, dit l'auteur, provenir de la fusion de cellules étoilées. Sommer a méconnu le stade initial où les limites des jeunes cellules adipeuses, polyédriques, sont encore visibles, et a mal interprété de la sorte la structure des amas cellulaires.

Fernald, à son tour, l'examinant chez *Anurida maritima* [1], déclare que « the fat body is seen to consist of a reticular network of *fibers* inclosing many granulars portions, and containing many large deeply staining nuclei ».

Les concrétions que logent les vacuoles des cellules en question sont sphéroïdales, de taille fort variable, nettement constituées de couches concentriques et conséquemment formées par dépôts successifs autour d'une masse initiale. Insolubles dans l'eau, l'alcool, l'éther, le chloroforme, elles disparaissent dans les acides étendus. Lorsqu'elles sont particulièrement nombreuses, comme chez *Sminthurus fuscus* adulte, leur destruction par une petite quantité de liquide acide s'accompagne de l'apparition de masses cristallines irrégulières qu'on voit s'accroître rapidement sous le microscope; celles-ci présentent par leur aspect, par leur solubilité ou insolubilité respective dans divers réactifs, tous les caractères de l'acide urique. La réaction de la murexide s'obtient d'ailleurs aisément avec des fragments appropriés de Sminthure.

D'autre part, si l'on attaque par l'acide chlorhydrique étendu des amas concrétionnaires du même Collembole, on obtient une solution qui, lentement évaporée sur un slide, fournit des cristaux appartenant au système cubique et identiques à ceux du chlorure de sodium.

On doit donc considérer les concrétions en question comme formées d'urate neutre de sodium, au même titre que les productions que divers

[1] Fernald, mémoire cité, p. 442.

auteurs (Fabre [1], Cholodkovsky [2], Cuénot [3], entre autres) ont décrites chez les Insectes et particulièrement chez les Orthoptères.

Sommer [4] trouve que ces concrétions, chez *Tomocerus*, insolubles dans l'eau et l'alcool, sont solubles dans les acides acétique, chlorhydrique et nitrique, *avec un vif dégagement de gaz;* il admet en conséquence qu'elles sont formées de carbonate de calcium et néglige d'y rechercher l'acide urique. C'est là une erreur d'observation qu'un peu d'expérience et d'attention eussent fait éviter.

Quant à Fernald, il déclare [5] que, sauf deux cas exceptionnels où il a constaté des « irregulary shaped masses », il n'a jamais trouvé trace de concrétions dans le corps adipeux d'*Anurida*. Cet auteur oublie de tenir compte du fait que les réactifs acides qui lui servaient de fixateurs (p. 433), liqueur picro-sulfurique ou liquide de Pérenyi, devaient faire disparaître les corpuscules de « carbonate de calcium » qu'il pouvait s'attendre à rencontrer. Ce résultat négatif est dû à la dissolution des concrétions uriques dans une masse relativement considérable de liquide acide; pour observer de manière démonstrative la précipitation d'acide urique, il convient d'opérer sur des éléments qui renferment une forte proportion d'urate, et dans ce cas, des masses cristallines apparaissent et s'accroissent en des points indéterminés de la préparation; ou bien, on peut coaguler préalablement les tissus par la chaleur, et souvent alors chaque concrétion, ainsi isolée dans une enveloppe de matières albuminoïdes, se trouve après traitement acide remplacée par un petit cristalloïde bacillaire d'acide urique.

A côté d'urate de soude, les mêmes vacuoles des éléments adipeux renferment, en petit nombre, des granules pigmentés ordinairement d'un brun noirâtre.

Ce contenu en graisse, urate de soude et pigment, permet d'identifier sans

[1] Fabre, *Études sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les Insectes.* (Annales des sciences naturelles (4), t. XIX, 1863.)

[2] Cholodkovsky, *Die Entwickelung von Phyllodromia germania.* (Mémoires de l'Académie des sciences de Saint-Pétersbourg (7), t. XXXVIII, 1891.)

[3] Cuénot, *Études physiologiques sur les Orthoptères.* (Archives de biologie, t. XIV, 1895.)

[4] Sommer, mémoire cité, p. 689.

[5] Fernald, mémoire cité, p. 442.

conteste le tissu que nous décrivons avec le corps adipeux des autres Insectes; SOMMER et FERNALD avaient déjà admis cette manière de voir, mais en se fondant sur des considérations moins nettes. On n'y rencontre cependant pas de « cellules à bactéroïdes » et les mêmes éléments y renferment les globules graisseux et les concrétions d'urate, tandis que, s'il faut en croire CUÉNOT, il y aurait chez les Orthoptères des cellules adipeuses et des cellules uriques distinctes [1].

*
* *

Comme je l'ai signalé plus haut, le corps adipeux a, chez les Collemboles, d'étroites relations avec l'hypoderme. C'est un fait qui mérite d'être mis en lumière, car l'origine du corps adipeux des Insectes est une question non résolue encore. Tandis que KOROTNEFF [2], SCHÄFFER [3], GRABER [4] assignent à ce tissu une origine ectodermique, DOHRN [5], TICHOMIROFF [6], WILL [7] le font dériver des cellules vitellines de l'embryon et, troisième opinion, KOWALEVSKY [8], GRASSI [9], CARRIÈRE [10], HEYMONS [11], HEIDER [12] soutiennent qu'il provient du mésoderme.

[1] Je me demande si ce ne sont pas là deux aspects d'éléments de même nature, mais à des âges différents, la graisse disparaissant chez les cellules vieilles et la proportion d'urate y augmentant progressivement.

[2] KOROTNEFF, *Die Embryologie der Gryllotalpa.* (ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOLOGIE, Bd 41, 1885.)

[3] C. SCHÄFFER, *Beiträge zur Histologie der Insecten.* (ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER, ABTH. F. ANAT., Bd 3, 1889.)

[4] V. GRABER, *Ueber die embryonale Anlage des Blut und Fettgewebes der Insecten.* (BIOLOGISCHES CENTRALBLATT, Bd 11, 1891.)

[5] A. DOHRN, *Notizen zur Kenntniss der Insectenentwickelung.* (ZEITSCHRIFT F. WISS. ZOOLOGIE, Bd 26, 1876.)

[6] TICHOMIROFF, *Zur Entwickelungsgeschichte des Seidenspinners.* (ARB. LABORAT. ZOOL. MUS. MOSKAU, 1882.) Cité d'après le Traité d'embryologie de KORSCHELT et HEIDER.

[7] WILL, *Entwickelungsgeschichte der viviparen Aphiden.* (ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER, ABTH. F. ANAT., Bd 3, 1888.)

[8] A. KOWALEVSKY, cité d'après KORSCHELT et HEIDER.

[9] GRASSI, *Intorno allo sviluppo delle api nell'uovo.* (ATTI ACAD. SCIENC. NAT. CATANIA, 1884.)

[10] J. CARRIÈRE, *Die Entwickelung der Mauerbiene im Ei.* (ARCHIV FÜR MIKROSKOPISCHE ANATOMIE, Bd 35, 1890.)

[11] HEYMONS, *Die Entstehung der Geschlechtsdrüsen von Phyllodromia germanica.* Berlin, 1891.

[12] HEIDER, *Die Embryonalentwickelung von Hydrophilus piceus.* Iena, 1889.

N'ayant pas repris les observations que ces divers naturalistes ont effectuées chez des Insectes variés, je ne puis en discuter les résultats avec compétence et trancher la question de manière décisive. Néanmoins le cas des Collemboles, où même chez l'adulte les relations d'origine du corps adipeux avec l'hypoderme sont incontestables, constitue un argument important en faveur de la première des opinions que j'ai rappelées ci-dessus.

*
* *

Les Collemboles ne possédant ni tubes de Malpighi ni autres organes éliminateurs pouvant y suppléer, le corps adipeux représente le seul système excréteur de leur organisme. Dépourvu de canal d'évacuation, il constitue donc un « rein d'accumulation » emmagasinant pendant toute la vie de l'animal la totalité de la substance qui représente le terme ultime de l'oxydation des produits azotés. Le procédé suivant lequel les déchets sont soustraits à la circulation générale doit maintenant attirer notre attention.

Les cellules des amas adipeux émanés de l'hypoderme subissent avec l'âge une série de modifications : la quantité de graisse qu'elles renferment diminue de plus en plus, leurs limites respectives disparaissent, leurs vacuoles se fusionnent en formant au centre de chaque masse une cavité occupée par les concrétions uriques; la mince membrane d'enveloppe se trouve ainsi tapissée par une couche irrégulière de protoplasme où s'observent des noyaux en voie de dégénérescence (XIV, 10).

Ce sont les deux masses allongées situées à droite et à gauche de l'intestin moyen des Podurelles qui, arrivées à ce stade, ont été décrites par Tüllberg [1] comme une paire de « canaux urinaires » accompagnant le tube digestif, mais sans débouché dans celui-ci; ils sont, dit ce naturaliste, entourés d'une *tunica propria* recouverte intérieurement d'une couche cellulaire, et présentent une lumière remplie de concrétions.

Dans d'autres amas, arrivés au dernier stade de leur évolution, la substance protoplasmique est complètement liquéfiée et a fourni le liquide

[1] Tüllberg, mémoire cité, p. 23. Voir la figure 24 de la planche XI, concernant *Lipura ambulans*.

coagulable où flottent les concrétions uriques. Quelques noyaux s'aperçoivent encore au sein de cette masse, boursouflés, très gonflés, à réseau chromatique désorganisé (XIV, 11 et 8, *a'*).

La cavité du corps de *Sminthurus fuscus* adulte, et spécialement la région abdominale ventrale, qui s'aperçoit chez l'animal vivant à travers les téguments sous forme de grandes taches crayeuses, loge une série de volumineuses ampoules bourrées de concrétions uriques, qui se trouvent de la sorte isolées de la circulation au même titre que si elles avaient été expulsées de l'organisme.

Les Collemboles constituent donc des formes intéressantes au point de vue du modus de l'excrétion, en ce sens qu'elles ne rejettent à l'extérieur de leur corps aucune portion des produits azotés de la désassimilation, mais les amassent sous forme insoluble dans des organes inertes. Ce mode d'élimination, qui conduit à une accumulation progressive considérable de substances de déchet dans l'organisme, n'est évidemment compatible qu'avec une durée de vie très limitée de l'individu.

7. — Quelques mots sur la spermatogenèse chez les Thysanoures et les Collemboles.

Chez *Machilis* et *Lepisma*, que j'ai sommairement examinés à ce point de vue, les relations entre les éléments sexuels et les cellules épithéliales du testicule sont analogues à celles qu'on observe chez la plupart des Insectes Ptérygotes : les coupes des tubes testiculaires montrent, à une courte distance de l'extrémité, des apparences de cloisons transversales dues aux prolongements des cellules épithéliales englobant chacune un certain nombre d'éléments sexuels, qui accomplissent ainsi leur évolution de spermatogonies à spermatozoïdes dans l'intérieur d'une grande vacuole cellulaire. Il en est de même pour le testicule de *Sminthurus*. J'ajouterai que chez tous ces Aptérygotes, la zone germinative est localisée à la pointe du tube testiculaire.

Je n'ai pas poussé plus avant l'examen de la spermatogenèse chez ces

formes, parce qu'elle ne constitue qu'un cas particulier, peu favorable d'ailleurs à l'observation, d'un ensemble de phénomènes très étudiés chez des types plus propices.

Les Podurides présentent des aspects différents. Chez eux (III, 6), les cellules épithéliales, très grosses, forment une couche pariétale où les limites des éléments sont indistinctes, et chaque masse protoplasmique qui entoure un noyau émet vers la cavité du testicule une série de fins prolongements étoilés. Pendant que les cellules sexuelles accomplissent leur évolution à l'intérieur de la glande, au sein d'une masse liquide contenant des globules graisseux, ces cellules pariétales subissent une dégénérescence de plus en plus prononcée : leurs noyaux deviennent multilobés, puis le réseau chromatique se résout en granules fins; le cytoplasme devient homogène d'abord, se creuse ensuite de vacuoles et se liquéfie en boules poisseuses qui tombent dans le testicule et s'y trouvent de plus en plus nombreuses au fur et à mesure qu'on se rapproche des canaux déférents.

A ce stade, on trouve des spermatozoïdes rassemblés dans la vésicule éjaculatrice. La cavité de celle-ci (III, 8) présente une région dorsale (*s*) dont la cuticule porte des soies fines, région où précisément les spermatozoïdes viennent se réunir, et une portion ventrale, où s'accumulent en une masse gluante, qui ne se mélange pas au sperme proprement dit, les sphères provenant de la destruction des cellules épithéliales. La paroi cuticulaire ventrale de la vésicule éjaculatrice se relève en deux crêtes (III, 8) qui bientôt se rejoignent pour former un canal cylindrique aboutissant à l'orifice génital (III, 2). La masse de substance poisseuse, se trouvant à l'origine de ce canal, est expulsée en premier lieu lors de l'éjaculation : sur les coupes d'individus à maturité sexuelle (III, 2), on la trouve engagée dans ce conduit, probablement grâce à une légère contraction de la vésicule pendant la fixation [1].

Chez les Podurides, la zone où les cellules du testicule persistent indif-

[1] La structure de la vésicule éjaculatrice des Entomobryides et des Sminthurides est, à part des différences de longueur et de taille, la même que celle des Podurides, dont je viens de parler.

férenciées s'étend dorsalement sur toute la longueur de la glande, non seulement dans le lobe latéral principal, mais aussi sur une partie du toit des protubérances internes. Cette extension de la région germinative dans les testicules des Podurides me paraît une disposition ancestrale, car elle se rapproche de ce qu'on observe dans les gonades des Myriopodes et des Symphyles; la condensation de cette zone à la pointe des gonades de *Sminthurus* ou des tubes testiculaires des Thysanoures Ectotrophes en dérive par une localisation plus réduite et secondaire. Je reviendrai sur cette question à propos de l'ovaire.

8. — La structure de l'ovaire et l'ovogenèse chez les Thysanoures et les Collemboles.

(Planche XVII; planche XVI, 9.)

A. — *Collemboles.*

L'ovogenèse a été étudiée par Tüllberg, Sommer et Agnès Claypole, respectivement chez *Sminthurus fuscus*, *Macrotoma plumbea* et *Anurida maritima*. Je l'ai observée chez divers Collemboles et plus spécialement chez *Podura aquatica*, que je prendrai pour type, en ne décrivant momentanément que les faits principaux pouvant servir à éclaircir les rapports du groupe avec les autres Insectes.

Je n'ai pas eu la chance de rencontrer dans mes matériaux absolument tous les états permettant de reconstituer la série ininterrompue des stades de l'évolution de l'œuf; mais les faits que j'ai pu observer démontrent que les exposés des auteurs ci-dessus sont presque entièrement inexacts, en ce sens qu'ils ont mal décrit la structure de l'ovaire et méconnu l'existence des cellules folliculaires, qu'ils ont pris celles-ci pour les ovules et enfin considéré comme « cellules vitellines » les éléments constituant les ovules véritables.

La zone germinative, située contre la paroi de l'ovaire, du côté externe, au niveau du sixième segment, présente aux débuts une structure analogue à celle du germigène des ovarioles chez les Insectes Ptérygotes. Il en naît

des files de cellules qui progressent de manière rayonnante dans la cavité de l'ovaire et s'y fragmentent en tronçons. Les éléments qui les constituent, au nombre d'une dizaine, présentent un noyau très volumineux caractérisé, ainsi qu'Agnès Claypole l'a constaté chez *Anurida*, par la présence de huit chromosomes et d'un nucléole.

Les descriptions de Sommer et de Claypole concordent jusqu'à ce stade avec mes observations; les incompatibilités entre les interprétations de ces deux auteurs, d'une part, et la mienne, d'autre part, commencent dès la différenciation des cellules sériées. Dans chaque file de cellules, on voit l'élément le plus proche de la paroi ovarienne s'y fixer (XVII, 1) et acquérir des caractères spéciaux : son volume augmente au point que, soudé à la cellule voisine, il l'englobe en grande partie; son cytoplasme devient plus opaque par l'apparition de vacuoles et de corpuscules deutoplasmatiques; son noyau, par contre, diminue de grandeur et prend, à partir de ce moment, une importance relative de moins en moins considérable (XVII, 2).

Les cellules suivantes, au contraire, conservent un protoplasme plus ou moins hyalin; la taille de leurs noyaux ne fait qu'augmenter, tandis que leur chromatine se dispose en réseau grossier distribué à la périphérie du corps nucléaire.

Dans chaque série, le volume des éléments décroît à mesure qu'on les considère plus loin du point fixé à la paroi ovarienne; les modifications nucléaires sont de moins en moins accusées, de sorte que vers l'extrémité distale on perçoit mieux la trace de la disposition primitive de la chromatine en huit chromosomes; le cytoplasme présente d'ailleurs dans le même sens un aspect de moins en moins trouble; les cellules de l'extrême pointe sont atrophiées. Ce sont là des phénomènes qui paraissent devoir s'attribuer à ce que la nutrition devient de moins en moins active au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la périphérie de l'organe, qui est plongé dans la masse du liquide sanguin [1].

[1] Jusqu'à ce moment, l'ovaire a la forme d'un tube cylindrique de faible calibre, effilé vers l'avant; son énorme accroissement et la formation des protubérances médiales sont liées au développement des cellules pariétales.

La cellule fixatrice est, dès à présent, une *cellule pariétale*, qui va prendre des dimensions de plus en plus considérables ; les autres deviennent, à moins qu'elles ne s'atrophient, des *ovules*. J'ignore dans quelle proportion se fait le partage des éléments issus de l'amas germinatif; je n'ai pas trouvé dans mes préparations la trace des phénomènes ultérieurs qui correspondent à la fragmentation finale des cordons ci-dessus décrits, et je ne sais par conséquent si chaque cordon fournit une seule cellule pariétale ou se fractionne de nouveau en tronçons qui se fixeraient à leur tour à la paroi.

Mais, les spécialisations achevées, on constate que l'ovaire, qui jusqu'alors était simplement limité par une couche de cellules péritonéales, se trouve avoir acquis une paroi propre de grosses cellules pariétales, homologues des cellules folliculaires des ovaires des autres Insectes, environnant une cavité où flottent les cellules ovulaires (XVII, 3).

Les cellules pariétales acquièrent des dimensions très considérables; leur cytoplasme se charge de sphérules vitellines et de globules graisseux au milieu desquels le noyau, de taille minime, devient difficile à constater. Quelques-uns de ces éléments paraissent accessoirement se désagréger et fournir les globules vitellins et graisseux qui se trouvent en grand nombre interposés entre les ovules.

Au stade que nous considérons, on peut constater chez ceux-ci la présence de nombreux lobopodes, servant vraisemblablement à leur déplacement dans la cavité de l'organe. En effet, je trouve sur mes coupes (XVII, 4) de ces corps amiboïdes appliqués à la surface d'une cellule pariétale, quelquefois deux d'entre eux s'attaquant à la même cellule; ailleurs, les deux limites cellulaires en contact sont disparues et les deux cytoplasmes se fusionnent au point que la substance de l'ovule pénètre entièrement dans la cellule pariétale (XVII, 6).

Je n'ai constaté dans mes préparations aucun aspect indiquant une séparation ultérieure des deux éléments : les stades suivants que je rencontre montrent l'ovaire exclusivement rempli par des œufs pourvus de coque et dont le noyau, fort petit, est très pénible à retrouver parmi les grosses granulations qui constituent le vitellus nutritif. On ne trouve d'ailleurs

dans l'ovaire aucun résidu de cellule pariétale : à part l'amas germinatif, toute la cavité de l'organe, limité par une membrane extrêmement mince, est occupée par des œufs pressés les uns contre les autres et par des cellules ovulaires en régression (III, 4).

Je crois donc que les deux éléments restent fusionnés pour constituer un ovule définitif. J'ignore quels phénomènes se passent lorsque deux cellules ovulaires s'attaquent à une cellule pariétale : il est probable que l'ensemble se divise ultérieurement en deux masses nouvelles, pourvues chacune d'une vésicule germinative.

Si l'interprétation précédente est exacte — et je n'en vois pas d'autre possible, — nous assistons chez les Collemboles à des relations très particulières entre les ovules et les cellules qui leur fournissent les matériaux de leur vitellus : d'abord les substances englobées appartiennent à des éléments homologues des cellules folliculaires des Insectes Ptérygotes, et non à des « cellules nutritives », comme c'est le cas chez les formes où ces productions se rencontrent. En outre, nous trouvons là un exemple singulier de phagocytose où, à l'encontre de ce qui se passe pour d'autres Insectes chez lesquels l'ovule est plus volumineux que les cellules nutritives absorbées, c'est l'élément à vitellus qui offre une taille de beaucoup supérieure à celle de l'ovule et, en raison de cela, c'est, cas extraordinaire, l'élément phagocyteur actif qui pénètre dans la masse phagocytée.

On peut encore tirer de cette interprétation une conclusion sur la signification de la coque de l'œuf : les auteurs précédents, ne trouvant dans l'ovaire aucun épithélium folliculaire, attribuaient à cette coque la valeur d'une membrane vitelline. Au contraire, sécrétée, comme il ressort de ce qui précède, par la substance d'une cellule pariétale, elle doit être considérée comme un chorion, de même que chez les Insectes Ptérygotes.

*
* *

L'erreur de Tüllberg, de Sommer et d'Agnès Claypole provient de ce que, trompés par la similitude d'apparence, ils ont pris les cellules pariétales,

dès leur apparition, pour des ovules; et cette interprétation, dans laquelle les cellules ovulaires deviennent des « cellules nutritives », les a conduits à un exposé extraordinaire de l'évolution des éléments ovariens.

D'après Tüllberg [1], « les ovaires de *Sminthurus fuscus* sont entourés d'une *tunica propria* sans structure (c'est l'enveloppe péritonéale) et contiennent, à l'état non développé, une quantité de cellules semblables entre elles, qui couvrent comme un épithélium la surface interne de la susdite membrane. Plus tard, on voit se développer des œufs, entre lesquels persistent un petit nombre de cellules correspondant vraisemblablement à ce que Leydig a appelé *Keimcellen;* il semble que l'épithélium ovarique manque complètement ».

Pour Sommer [2], la paroi propre de l'ovaire de *Tomocerus* se compose d'une mince membrane transparente, renfermant de nombreux noyaux (c'est encore l'enveloppe péritonéale); il n'existe d'épithélium interne ni dans les jeunes ovaires, ni dans les gonades mûres. Après avoir décrit la formation des traînées cellulaires et leur rupture en tronçons, l'auteur affirme (page 707) n'avoir jamais constaté dans les cellules qui les composent de différenciation pouvant conduire à une distinction en ovules et cellules nutritives [3]. Par contre, à un stade ultérieur (page 708), on voit s'accumuler dans les pelotons (im Inneren des Zellknauels) des granulations réfringentes; leur développement s'accompagne de la diminution du nombre des cellules, de telle sorte qu'à la fin du phénomène, il n'en reste que quelques-unes placées superficiellement par rapport à un amas central de globules réfringents. A ce stade, cet amas central se présente comme un jeune ovule dépourvu de vésicule germinative; les cellules périphériques se transforment, perdent leurs noyaux et disparaissent. Les œufs mûrs sont des masses sphériques de substance vitelline sans vésicule germinative, entourées d'une coque d'aspect chitineux.

[1] Tüllberg, *Sveriges Podurider*, p. 25.

[2] Sommer, mémoire cité, p. 706.

[3] Sommer a été préoccupé de l'idée que les cellules d'un même tronçon, contourné en peloton, devraient fournir un ovule et des cellules nutritives.

Il ressort de cet exposé pénible et des figures qui l'accompagnent que Sommer a pris chaque cellule pariétale, dont le noyau lui échappait, pour un futur ovule sans vésicule germinative, et les vrais ovules pour des éléments de durée passagère qu'il groupe *autour* de l'élément à vitellus. Disons en passant que cette localisation est une illusion qui naît, chez un esprit prévenu, de ce que les cellules pariétales peuvent, à un moment déterminé, ne pas revêtir toute la surface de l'ovaire et laisser les ovules arriver jusqu'à la paroi externe, entre deux éléments de recouvrement non contigus.

Agnès Mary Claypole, qui publie un volumineux mémoire sur l'ovogenèse et l'embryologie d'*Anurida maritima* [1], verse dans les mêmes erreurs. D'après ce naturaliste, de la région germigène se détachent, en séries linéaires, des cellules qui se différencient en deux espèces : 1° des cellules petites, à protoplasme peu abondant, à gros noyau riche en chromatine : les *nutritive cells* (ce sont, au contraire, les futurs ovules!) et 2° des cellules qui prennent un volume plus considérable, dont le cytoplasme se charge de vitellus nutritif et dont le noyau s'atrophie rapidement : ce sont les ovules (ce que j'ai appelé les cellules pariétales!). Ces deux espèces d'éléments forment des amas constitués par 4-8 « cellules nutritives » groupées autour d'un « ovule »; dans ces groupements, pendant que le noyau « ovulaire » s'atrophie, les « cellules nutritives » augmentent de volume et la proportion de leur chromatine s'accroit : les chromosomes, au nombre de huit, d'abord irréguliers, prennent une structure étoilée. Puis, au stade suivant, pendant que la membrane ovulaire se forme, les « cellules nutritives » diminuent de volume, puis leur cytoplasme disparait et le noyau se réduit à une masse chromatique irrégulière.

A.-M. Claypole, malgré la précision de certaines de ses observations, n'a donc pas aperçu la pénétration de l'ovule dans la cellule pariétale; elle l'a cependant représentée inconsciemment sur une figure (12, pl. XX), qui rappelle singulièrement notre figure XXVII, 6. Ce qu'elle décrit en dernier lieu est la dégénérescence des cellules ovulaires surnuméraires.

[1] A.-M. Claypole, *The Embryology and Oögenesis of Anurida maritima.* (Journal of Morphology, vol. XIV, 1898.)

B. — *Thysanoures.*

Chaque ovaire de *Lepisma* se compose de cinq ovarioles, qui sont munies chacune antérieurement d'un filament terminal; tous les filaments d'un même côté émanent d'un tronc commun qui donne également naissance à des productions semblables s'insérant sur l'extrémité de lobules graisseux (XVII, 7, 8). Ces filaments terminaux, d'ailleurs, peuvent se ramifier et leurs branches s'insérer non seulement sur l'extrémité de l'ovariole, mais encore en des points de leur paroi plus ou moins distants de leur sommet : deux faits qui montrent que l'implantation du filament terminal n'est pas liée, chez les Thysanoures, à la chambre germinative.

Je trouve sur mes préparations (XVII, 6) cette région germigène occupée par un petit nombre de cellules à gros noyaux, non encore différenciées; un peu plus en arrière se rencontrent des éléments ovulaires, polyédriques, et contre la paroi de l'ovariole, quelques rares cellules folliculaires. La proportion de celles-ci augmente rapidement à mesure que l'on considère une région plus éloignée de la pointe, et elles forment bientôt un revêtement continu séparant l'ovule de la paroi ovarique (XVII, 7).

A partir du point où le cytoplasme de la cellule ovulaire, déjà volumineuse, commence à présenter des granulations vitellines et des globules graisseux, on observe dans la couche folliculaire de nombreux noyaux bourgeonnants, souvent trilobés (XVII, 8).

On trouve ordinairement chez les individus adultes la dernière chambre de l'ovariole occupée par un groupement de cellules en voie de destruction, fusionnées en une masse vacuolaire, chargée de sphérules graisseuses et contenant des corps nucléaires dont beaucoup sont multilobés ou réduits à l'état de masse chromatique homogène (XVII, 8, *c*). Cet amas fait saillie à à l'intérieur de l'oviducte. La similitude de composition de ces productions avec celles qui ont été décrites chez les Insectes Ptérygotes permet de les considérer comme des « corps jaunes », provenant de l'altération des cellules folliculaires d'une loge après l'expulsion de son ovule.

Les ovarioles de *Lepisma* ont donc la structure des tubes similaires d'un

Insecte Ptérygote sans cellules nutritives (ovaires hanoïstiques, de Brandt); il en est de même de *Machilis* et de *Japyx*.

Campodea semble faire, sous ce rapport, une exception dans le groupe des Thysanoures. Si l'on en juge d'après les descriptions de Grassi et de Nassonow [1], on trouverait dans l'ovaire simple de cet Aptérygote, entre les chambres successives occupées chacune par un ovule, des amas de cellules nutritives. Une disposition inconnue chez les Insectes inférieurs et qui ne se rencontre que dans les ovaires méroïstiques des Holométaboles et des Rhynchotes Homoptères. Grassi, frappé par ce fait extraordinaire, exprime l'idée que les cellules nutritives de *Campodea* et celles des Insectes supérieurs ne sont pas des formations homologues : ce serait là un exemple de convergence [2]. A. Schneider, se fondant sur la présence de ces cellules nutritives dans l'ovaire de *Campodea*, sépare même cette forme animale des Thysanoures [3].

En réalité, rien de tout cela n'est exact, et la structure de l'ovaire des Collemboles, telle que je l'ai exposée ci-dessus, permet de comprendre celle de *Campodea* et d'éviter ces contradictions apparentes. Dans l'ovaire de *Campodea* (XVI, 9), ce qu'on a pris pour des cellules nutritives sont encore une fois les vrais ovules; ce qu'on a considéré comme les ovules sont les cellules pariétales chargées de vitellus. Mais, au lieu que ces grosses cellules folliculaires soient, comme chez *Podura*, disposées circulairement en une couche continue limitant une cavité interne cylindrique, elles sont réparties isolément à la surface de la membrane pariétale et, en raison de leur volume, obstruent localement la lumière ovarique, qui ne reste libre qu'à des intervalles régulièrement distribués dans le sens longitudinal. C'est là une disposition particulière qui se rencontre aussi quelquefois dans certaines régions de l'ovaire de quelques Collemboles.

[1] Nassonow, mémoire cité, fig. 44, p. 41.

[2] Grassi, *Les ancêtres des Myriopodes et des Insectes*. (Archives italiennes de biologie, t. XI, p. 312.

[3] Schneider, *Die Entwickelung der Geschlechtsorgane der Insekten*. (Zoologische Beiträge, Bd I, 1885.) Cité d'après Grassi.

*
* *

Il est un point qui a frappé les observateurs qui ont examiné la structure des ovaires des Collemboles [1] : la position postérieure de la région germinative, loin du filament terminal antérieur ; leurs tentatives pour établir les homologies entre ces gonades et les ovaires à ovarioles multiples des Orthoptères ont été rendues très pénibles par une fausse compréhension de la valeur des filaments terminaux et de la structure de la glande elle-même chez les Collemboles. Je pense qu'on peut, en rectifiant une partie des idées émises par Sommer et Claypole, arriver à une interprétation rationnelle des rapports entre ces divers types.

J'ai montré, à propos de *Lepisma*, que le filament terminal n'est pas nécessairement en relation directe avec le germigène ; on doit le considérer comme une spécialisation du recouvrement péritonéal des organes, prenant cette forme de cordon partout où un organe effilé se relie au revêtement péritonéal de la cavité sanguine générale. La position de cette sorte de ligament étant une résultante fonctionnelle de la configuration de l'organe lui-même, il faut se garder de l'invoquer comme un caractère d'allure invariable, dans la discussion d'homologies morphologiques. On ne doit pas, en d'autres termes, se préoccuper de ce filament d'importance morphologique nulle, dans la recherche des points homologues chez les divers types de gonades.

Cette difficulté évitée, on doit admettre que la disposition primitive des gonades chez les Trachéales correspond à un germigène s'étendant sur une grande partie de leur longueur. Les gonades de la plupart des Myriopodes et surtout les testicules des Podurides ont conservé presque intégralement cette allure [2]. La localisation plus restreinte de la zone germinative dans les testicules des Sminthurides, les ovaires de tous les Collemboles, les

[1] Je veux désigner Sommer et plus spécialement Claypole, qui a longuement (mémoire cité, pp. 230-240) comparé les ovaires des Collemboles avec ceux des Myriopodes et des Insectes.

[2] Les organes génitaux des Péripates sont trop spécialisés pour que la disposition de leurs gonades puisse être invoquée ici.

glandes des deux sexes de *Campodea* et des Insectes plus élevés est une réduction secondaire.

Il semble, au premier abord, — et c'est l'opinion de tous les observateurs, — que l'emplacement où se localise le germigène des ovaires des Collemboles, au milieu de la longueur de l'abdomen, soit très spécial et ne se puisse comparer à la position qu'il occupe à l'extrémité antérieure des gonades de *Campodea* ou des testicules des Sminthurides. Je crois que le développement de ces ovaires permet d'établir l'homologie de ces deux localisations. J'ai dit que chez le Poduride jeune, l'ovaire est un organe fusiforme ayant son extrémité antérieure à peu près au niveau du sixième segment (V, 7). Pendant l'accroissement de la gonade, le germigène persiste en ce point, qui représente donc, malgré la forme secondaire que prend définitivement l'ovaire, le sommet morphologique de l'organe.

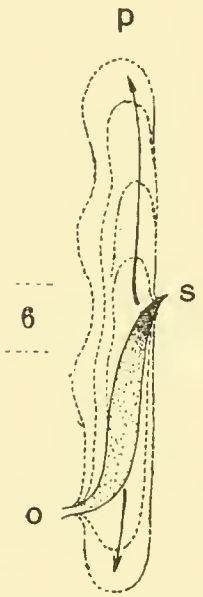


Fig. 6. — Schéma montrant le développement d'un ovaire de Poduride.

s. Sommet de l'organe jeune;
p. Partie antérieure de l'ovaire mûr;
o. Oviducte;
6. Limites transversales du segment.

Le schéma ci-contre (fig. 6), où se trouvent représentées les zones successives d'accroissement vers l'avant et vers l'arrière, explique ma pensée mieux qu'une longue description et montre comment le sommet morphologique *s* ne coïncide pas avec le sommet *p* de la figure réalisée par l'organe mûr.

Dans l'ovaire de *Japyx* et dans les gonades des deux sexes des Thysanoures Ectotrophes s'observe une disposition nouvelle, consistant dans la présence d'ovarioles ou de tubes testiculaires transversaux multiples; elle correspond, en dernière analyse, à une fragmentation métamérique transversale de la zone germinative [1]. Peut-être faut-il voir dans

[1] Grassi attribue à l'acquisition d'une plus grande mobilité des anneaux abdominaux cette segmentation d'organes longitudinaux internes, dont le contenu, sans cela, serait exposé à des lésions au niveau des articulations. (*Les ancêtres des Myriopodes et des Insectes.* Archives italiennes de biologie, t. IX, p. 314.)

l'arrangement en séries linéaires transversales des éléments qui naissent du germigène de l'ovaire des Collemboles, non le prélude de cette fragmentation [1], mais la disposition qui en a favorisé l'établissement.

On passe par des transitions insensibles, réalisées dans la nature par *Lepisma* et *Labidura* [2], un Forficulide, des gonades à 5-7 ovarioles transversales des Thysanoures aux ovaires qu'on trouve chez les Insectes Ptérygotes : la portion du canal longitudinal qui unit ces ovarioles se raccourcit, les ovarioles elles-mêmes se disposent obliquement, puis longitudinalement, et secondairement (?) leur nombre s'accroît. Ce point de la question a été élucidé par des observateurs antérieurs.

* * *

Les phénomènes très spéciaux de l'ovogenèse chez les Collemboles et *Campodea* sont d'un type secondaire comparé à celui de *Lepisma*, qui se rencontre dans les formes inférieures du phylum des Insectes et dans les séries parallèles, de même provenance, des Myriopodes et des Symphyles. Ils constituent des adaptations particulières apparues dans un rameau latéral de l'arbre des Trachéates. Et dans ce groupe ainsi isolé, les Collemboles se spécialisent encore davantage par le mode d'accroissement de leur ovaire et la position secondaire, qui en résulte, du germigène.

RÉCAPITULATION.

Les faits qui ont été exposés dans les paragraphes précédents démontrent que les Collemboles se rapprochent des Thysanoures Entotrophes par

[1] *Die erste Bildung der Eiröhren.* Sommer, mémoire cité, p. 710.

[2] L. Dufour, *Recherches anatomiques sur les Labidoures.* (Annales des sciences naturelles, sér. I, t. XIII, 1828.)

la disposition de la bouche, et plus spécialement de *Campodea* par la structure de l'ovaire.

Ils ne peuvent cependant se dériver des Entotrophes, car ils présentent, à côté de nombreuses spécialisations, une série de caractères plus archaïques que les dispositions correspondantes qu'on observe chez ces Thysanoures inférieurs :

1. un labium formé de deux moitiés *non soudées*, et dont les segments n'ont pas subi la rotation secondaire que H. Uzel décrit chez l'embryon de *Campodea ;*
2. deux paires de glandes céphaliques métamériques ;
3. des organes visuels, qui manquent à *Campodea* et *Japyx ;*
4. des organes postantennaires analogues à ceux des Myriopodes ;
5. deux orifices stigmatiques à structure archaïque.

J'ai décrit les cryptes stigmatiques de *Sminthurus*. La figure XVI, 8, représente un des stigmates de *Japyx*, dont le système trachéen présente des dispositions si primitives : on y constate néanmoins une ouverture délimitée par un cadre circulaire, une chambre stigmatique dont le revêtement chitineux à crêtes en polygones est différent du revêtement général du corps ; de plus, les trachées ont un épaississement général typique : trois caractères spécialisés qui manquent à *Sminthurus*.

Les Collemboles constituent donc un phylum entièrement distinct de celui des Thysanoures, un groupe dont l'origine est plus ancienne que celle des formes actuellement connues de ces Thysanoures. La forme des cryptes stigmatiques, analogues à celles des Péripates et aux poches stigmatiques des Iulides [1], indique que cette origine doit être recherchée très haut, parmi les Trachéates inférieurs ; mais les formes qui ont persisté de ceux-ci sont trop peu nombreuses et les documents que nous possédons à ce sujet sont trop rares pour que je tente de préciser ces rapports phylogénétiques.

[1] Voir Voges, *Beiträge zur Kenntniss der Iuliden*. (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd 31, 1878.)

*
* *

Les Collemboles sont néanmoins des Insectes très spécialisés à certains points de vue :

1. par le petit nombre des segments abdominaux : ils en ont six, tandis que les Thysanoures en ont dix;

2. par la condensation de la chaîne nerveuse ventrale, dont les ganglions abdominaux sont soudés au ganglion métathoracique;

3. par la présence d'un tube ventral, d'un rétinacle et d'une furca, en un mot, d'organes servant directement à la saltation (rétinacle, furca) ou permettant à l'animal de se raccrocher au sol à la fin du bond (tube ventral).

Les deux premiers caractères énumérés sont des manifestations d'un raccourcissement du corps, en rapport avec la même propriété du saut : il y a donc unité d'origine dans les spécialisations qui caractérisent le type Collembole.

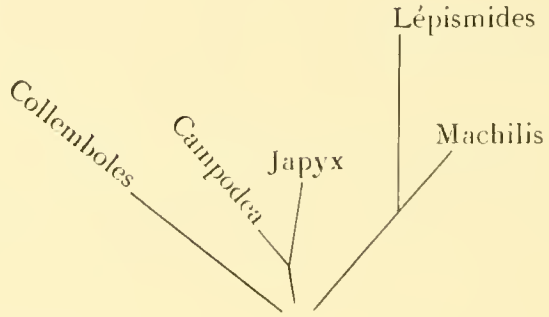
*
* *

Une forme de Thysanoure, la plus ancienne des Ectotrophes, *Machilis*, possède la même faculté de sauter, grâce à ses appendices abdominaux, dont la dernière paire présente un développement assez considérable; leur extension trouve un adjuvant, comme chez les Collemboles d'ailleurs, dans la brusque flexion de l'abdomen résultant de la contraction des muscles longitudinaux dorsaux.

Je ne crois pas possible d'affirmer catégoriquement si c'est là un simple phénomène de convergence ou si c'est une disposition archaïque héritée d'un ancêtre commun; cette dernière opinion, qui ferait de l'ancêtre des Collemboles et des Thysanoures une *forme sauteuse*, doit être avancée avec circonspection; le petit nombre de types connus de Thysanoures ne permet pas de trancher péremptoirement la question.

*
* *

Les rapports entre les Collemboles et les Thysanoures peuvent se résumer par le schéma suivant :



RELATIONS DES APTÉRYGOTES AVEC LES INSECTES PTÉRYGOTES.

Les Aptérygotes sont généralement considérés comme les plus archaïques des Insectes : Brauer, Lubbock, Gegenbaur, Palmen, Grassi, Haase et d'autres encore, ont éloquemment défendu cette manière de voir qui est devenue classique. Quelques auteurs cependant, Graber, Emery, ont fait des Aptérygotes des Orthoptères dégénérés, sans cependant étayer très sérieusement cette hypothèse, et Camerano en a émis une autre très analogue, suivant laquelle ce seraient des larves prématurément mûres au point de vue sexuel (néoténie).

Grassi [1] a longuement discuté ces diverses manières de voir et prouvé, définitivement je crois, la vérité de l'opinion classique. Aux arguments qu'il

[1] Grassi, *Les ancêtres des Myriopodes et des Insectes.* (Archives italiennes de biologie, t. IX, pp. 411-417.)

a invoqués, empruntés aux Thysanoures seulement, et dont les plus sérieux sont :

1. la simplicité du tube digestif des Entotrophes;
2. l'absence de toute trace ou rudiment d'ailes;
3. la simplicité des gonades chez les Entotrophes;
4. la présence des stigmates non métamériques;
5. la présence de vésicules abdominales semblables à celles de *Scolopendrella* et d'un grand nombre de Chilognathes et de Chilopodes;
6. la présence de pattes abdominales rudimentaires;

il faut ajouter :

7. la structure archaïque et la position des orifices trachéens de *Sminthurus*.

*
* *

Je ne puis discuter maintenant les relations entre les Aptérygotes et les groupes inférieurs des Ptérygotes. Faut-il, avec Brauer [1], faire des *Apterygogenea* un groupe complètement distinct des *Pterygogenea;* ou bien doit-on, avec Grassi, considérer les Ectotrophes comme des Orthoptères inférieurs, ne se différenciant des autres sous-ordres du même groupe (*Dermaptera, Orthoptera genuina, Corrodentia*) que par des caractères très secondaires? N'ayant pas jusqu'à présent étudié spécialement ces groupes, je n'ai pas de document nouveau à introduire dans la discussion; j'incline actuellement vers l'opinion de Grassi, pour les raisons qu'il a exposées dans son mémoire [2].

La plupart des observations qui ont servi à la rédaction du présent mémoire ont été faites dans le laboratoire universitaire que dirige

[1] Brauer, *Systematisch-zoologische Studien.* (Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien (Math.- Naturw. Classe), Bd XCI, 1. Abth., 1885.)

[2] Grassi, mémoire cité ci-dessus, pp. 392-398.

M. le Professeur F. Plateau; j'ai aussi effectué diverses recherches à la Station zoologique de Wimereux, où M. le Professeur A. Giard m'a accordé, depuis de nombreuses années déjà, la plus cordiale hospitalité. Je me fais un devoir d'adresser ici mes remerciements à ces deux maîtres pour l'intérêt qu'ils ont témoigné à mon travail.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I. — **Podura aquatica** L.

Fig. 1. — Jeune exemplaire, vu de profil. × 100.

t. tube ventral;
f. furca;
a. anus.

Fig. 2. — Jeune exemplaire, vu ventralement. × 72.

b. bouche;
t. tube ventral;
r. rétinacle;
f. furca.

Fig. 3. — Individu jeune, vu dorsalement. × 55.

Fig. 4. — Exemplaire adulte; segments abdominaux, vus ventralement. × 55.

f. furca ramenée en avant;
g. orifice génital;
a. anus.

Fig. 5. — Extrémité de la furca, vue antérieurement. × 720.

c. crête médiane sagittale supportant des lames latérales.

Fig. 6. — Extrémité de la patte III, vue du côté interne. × 280.

6. avant-dernier article de la patte;
7. dernier article;
u. unguis;
u'. rudiment de l'unguiculus.

Fig. 7. — Coupe à peu près horizontale de la tête, montrant la section transversale des pièces buccales au niveau de l'extrémité du palpe (le côté droit de la figure est à un niveau un peu inférieur à celui du côté gauche). × 340.

l. lèvre supérieure;
l'. lèvre inférieure;
p. palpe;
m. mandibule;
m'. maxille;
a. pièce médiane de l'hypopharynx;
a'. une des pièces latérales de l'hypopharynx.

Fig. 8. — Mandibule, vue dorsalement. × 170.

Fig. 9. — Extrémité de la mandibule, vue ventralement. × 340.

Fig. 10. — Extrémité d'une maxille. × 720.

a. crocs externes (mala externa);
b. carde externe de la mala interna;
1, 2, 3. les trois cardes internes de la mala interna.

PLANCHE II. — **Podura aquatica** L.

Système nerveux.

Fig. 1. — Ensemble du système nerveux, vu dorsalement. × 100.

a. nerf antennaire;
o. groupe des ommatidies du côté droit;
md. nerf se rendant aux muscles de la mandibule; au-dessus, se projette le ganglion œsophagien; de l'autre côté, nerf du ganglion mandibulaire;
mx'. les deux nerfs pour la maxille;
I, II, III. segments thoraciques;
X. le trait pointillé indique, dans la masse nerveuse métathoraco-abdominale, la séparation virtuelle entre le ganglion métathoracique et les centres abdominaux;
m. représenté par deux traits pointillés, le muscle dorso-ventral qui traverse la dernière incisure de la gonade; le nerf qui y aboutit suit cette incisure;
f. nerf terminal, desservant les muscles de la furca et des muscles des huitième et neuvième segments; il s'en détache,
en *s*. deux nerfs très courts qui s'insèrent sur le conduit médian de la gonade.

Fig. 2. — Centres nerveux céphaliques, reconstitués d'une série de coupes par la méthode de Born; aspect de profil, côté droit. × 240.

o. nerf optique;
a. nerf antennaire et son rameau pour les muscles du premier article de l'antenne;
o'. ganglion de la tache frontale;
l. ganglion droit du labrum;
b. cavité buccale;
md. ganglion mandibulaire; au-dessus, la base du nerf pour les muscles de la mandibule;
l''. ganglion de la ligula;
l'. un des trois ganglions du labium;
mx'. nerfs de la maxille;
œ. œsophage;
i. ganglion œsophagien.

Fig. 3. — Les mêmes centres céphaliques, vus de devant. × 240.

c. ganglion cérébroïde;
opt. ganglion optique;
les autres notations comme dans la figure précédente.

Fig. 4. — Coupe sensiblement verticale, passant au niveau des ganglions œsophagiens. × 340.

g. c. portions postérieures des ganglions cérébroïdes;
œ. œsophage;
i. ganglion œsophagien;
v. vaisseau péri-œsophagien;
m. fibre musculaire.

Fig. 5. — Coupe presque horizontale du ganglion sous-œsophagien, vue de haut × 280; le bord droit est à un niveau un peu plus élevé que le côté gauche.

c. p. commissure péri-œsophagienne;
m. d. coupe transversale de la partie basale de la mandibule;
g. m. d. ganglion mandibulaire;
md^2. nerf pour les muscles de la mandibule;
mx_2. nerf pour les muscles de la maxille;
mx_1. nerf pour le ganglion maxillaire;
1, 2, 3, 4. canaux médians verticaux dans la masse ganglionnaire.

Fig. 6. — Coupe à peu près verticale, passant par l'axe de la mandibule. × 240.

g. md. ganglion mandibulaire;
s. conduit salivaire.

Fig. 7. — Tranche verticale de la tête, vue postérieurement, montrant l'innervation du labium et de la maxille. × 240.

l_1. les trois ganglions de la lèvre inférieure;
l_2. nerfs pour les muscles verticaux qui meuvent les tubercules terminaux du labium;
mx_1. ganglion maxillaire;
mx_2. nerfs pour les muscles moteurs de la maxille;
g. point où aboutissent les deux conduits des glandes du tube ventral.

Fig. 8. — Coupe presque horizontale du ganglion prothoracique (× 340), montrant le connectif médian *c* et les deux nerfs transversaux qui en partent pour aboutir à des muscles longitudinaux *m*.

Fig. 9. — Coupe sagittale au niveau du connectif médian (*c*) unissant la masse sous-œsophagienne *œ* au ganglion prothoracique *t*. × 340.

p. prolongement pigmenté hypodermique;
g. gouttière ventrale.

PLANCHE III. — **Podura aquatica** L.

Ommatidie, organes génitaux.

Fig. 1. — Une ommatidie sectionnée axialement. × 720.
Derrière la cornée, un cône cristallin et deux des quatre noyaux de Semper.

r. cellule rétinienne;
p. cellule pigmentée accessoire;
c. cellule intercalaire, correspondant à la crête *c'*;
o. lobe optique.

Fig. 2. — Coupe sagittale d'un exemplaire mâle adulte. × 95. Une partie du tube digestif est supposée enlevée, pour laisser à découvert le testicule gauche, figuré en relief (reconstruction d'après une série de coupes par la méthode de Born); les segments sont numérotés dorsalement.

o'. tache frontale pigmentée;
b. bouche;
n. ganglion mésothoracique de la chaîne nerveuse ventrale;
t. tube ventral;
r. rétinacle;
c. section transversale du canal efférent;
g. orifice génital;
a. anus;
i. extrémité postérieure de l'intestin moyen;
v. aorte céphalique ou vaisseau péri-œsophagien.

Fig. 3. — Appareil génital mâle, à maturité complète, vu de dessus × 100; d'après une reconstruction par la méthode de Born.

v. vésicule séminale.

Fig. 4. — Coupe horizontale d'une femelle, peu de temps avant la ponte. × 85. Du côté droit, on a représenté l'aspect réel de l'ovaire; du côté gauche, on a indiqué uniquement, en les accentuant, les contours de l'organe.

n. ganglion prothoracique;
m. muscle dorso-ventral;
g. position de la région germinative;
i. coupe du tube digestif, aux environs de la limite entre l'intestin moyen et l'intestin terminal.

Fig. 5. — Coupe d'un œuf muni de coque, enserré entre des muscles dorso-ventraux. × 175.

Fig. 6. — Coupe transversale du lobe postérieur du testicule droit. × 400. Le côté dorsal est au haut du dessin ; la coupe du plan sagittal, à gauche.

i. position de l'intestin ;
t. testicule gauche ;
v. vésicule séminale ;
g. région germinative ;
p. cellule épithéliale.

La cavité de la glande est remplie d'un liquide où flottent des spermatides, des globules graisseux et quelques sphérules provenant de la destruction de cellules épithéliales.

Fig. 7. — Deux cellules du revêtement épithélial du testicule, au moment de la maturité des spermatozoïdes. × 1400.

Fig. 8. — Coupe transversale de la vésicule séminale. × 400.

m. fibres musculaires, incrustées dans l'épithélium ;
s. partie supérieure de la cavité, où s'accumulent les spermatozoïdes ;
p. masse gluante formée par la fusion des débris des cellules épithéliales des testicules ;
g. débuts du canal ventral.

PLANCHE IV. — **Achorutes viaticus** Tüllberg.

Fig. 1. — Exemplaire vu de profil. × 84.

Fig. 2. — Vue ventrale, × 64, d'un exemplaire plus âgé.

Fig. 3. — Le même, vu dorsalement. × 64.

Fig. 4. — Épine anale gauche, vue extérieurement. × 400.

Fig. 5. — Moitié droite de la furca, vue postérieurement. × 400.

Fig. 6. — Mucro, vu antérieurement. × 480.

Fig. 7. — Extrémité de la patte III gauche, vue postérieurement. × 400.

Fig. 8. — Tube ventral, dans la position de la figure 2. × 135.

3. face ventrale du métathorax ;
g. gouttière ventrale.

Fig. 9. — Rétinacle, vu ventralement. × 400.

Fig. 10. — Portion d'une tête dépigmentée, comprenant les environs du champ oculaire droit. × 240.

o. organe postantennaire ;
a. premier article de l'antenne ;

Fig. 11. — Coupe sagittale d'un jeune individu femelle. × 100.

c. commissure supra-œsophagienne;
v'. vaisseau péri-œsophagien;
v. vaisseau dorsal, avec six paires d'ostioles;
m. muscles dilatateurs de l'intestin terminal et de l'anus;
a. anus;
g. orifice génital;
f. furca;
r. rétinacle;
t. tube ventral;
n. chaîne nerveuse ventrale.

PLANCHE V. — **Lipura armata** Tullberg. — **Anurophorus laricis** Nicolet.

Fig. 1. — *Lipura armata*. Aspect de profil. × 56.

c_7. pièce précoxale de la furca atrophiée.

Fig. 2. — *Idem*. Organe postantennaire gauche, vu de profil. × 690. L'orientation est la même que dans la figure 1.

Fig. 3. — *Idem*. Centres nerveux céphaliques, vus dorsalement. × 240.

Fig. 4. — *Anurophorus laricis*. Vue dorsale. × 84.

Fig. 5. — *Idem*. Abdomen d'un individu femelle, vu à peu près ventralement. × 135.

c_7. segment précoxal de la furca atrophiée;
g. orifice génital;
a. anus.

Fig. 6. — *Idem*. Environs de l'orifice génital, chez un exemplaire mâle. × 350.

g. cupule génitale;
a. anus.

Fig. 7. — *Idem*. Coupe horizontale montrant le système nerveux et les gonades jeunes. × 84. Les segments sont numérotés à droite du dessin.

o. deux yeux compris dans la coupe;
g_3. ganglion thoraco-abdominal;
c. cordon abdominal à cellules nerveuses;
g. gonade.

Fig. 8. — *Idem*. Tête vue de profil. × 170.

a_1. premier article de l'antenne gauche;
s. organe postantennaire;
o. champ oculaire;
m. insertion musculaire;
1. prothorax;
2. mésothorax.

Fig. 9. — *Idem.* Organe postantennaire droit. × 800.

a_1. premier article de l'antenne;
s. organe postantennaire;
m. insertion musculaire.

Fig. 10. — *Idem.* Extrémité de l'antenne. × 800.

s. organe trifolié.

PLANCHE VI. — **Anurida maritima** Laboulbène.

Fig. 1. — Individu jeune, vu de profil. × 84. (J'ai représenté un exemplaire immature, qui montre plus nettement la segmentation abdominale.)

Fig. 2. — Individu adulte, femelle, vu dorsalement. × 26.

Fig. 3. — Individu jeune, vu ventralement. × 72.

Fig. 4. — Mandibule. × 135.

Fig. 5. — Extrémité distale de mandibule. × 465.

Fig. 6. — Extrémité d'une maxille. × 480.

Fig. 7. — Champ oculaire droit. × 225.

o. un des cinq ocelles;
s. organe postantennaire.

Fig. 8. — Organe postantennaire de la figure précédente. × 1120.

t. tubercules du revêtement chitineux.

Fig. 9. — Extrémité de l'antenne gauche, vue ventralement. × 280.

o. organe trilobé, placé dorsalement.

Fig. 10. — Ongle de la patte III. × 212.

Fig. 11. — Coupe oblique de la tête passant par un ocelle et l'organe postantennaire. × 1120.

s. organe postantennaire;
g. cellule ganglionnaire de cet organe;
n. rameau du nerf optique;
c. cellule de l'hypoderme;
c'. cellule du tubercule;
o. cornée de l'ocelle; en-dessous, deux noyaux de cellules cornéagènes;
r. cellule rétinienne à bâtonnet.

Fig. 12. — Coupe oblique du champ oculaire (× 1120), montrant la coupe axiale d'un ocelle *o*, la section transversale d'un ocelle *o'* et des ramifications *n* du nerf optique à l'intérieur de la membrane périocellaire *m*.

c. cellule intercalaire.

Fig. 13. — Coupe sagittale d'un exemplaire mâle adulte × 56.

v. vaisseau dorsal;
g. vésicule séminale.

PLANCHE VII. — **Anura muscorum** Templeton.

Fig. 1. — Individu jeune, vu de profil. × 68.

c_7. segment précoxal de la furca atrophiée.

Fig. 2. — Exemplaire vu dorsalement. × 145.

Fig. 3. — Abdomen, vu ventralement. × 136.

c_7. segment précoxal de la furca atrophiée;
g. orifice génital;
a. anus entouré des trois protubérances ordinaires;
t. tubercule supplémentaire du segment anal.

Fig. 4. — Bouche, vue obliquement du côté ventral. × 400.

l. lèvre supérieure;
l'. lèvre inférieure;
p. rudiment du palpe maxillaire;
x. point où aboutissent les glandes du tube ventral;
g. débuts de la gouttière ventrale.

Fig. 5. — Lèvre supérieure, vue obliquement du côté dorsal. × 400.

c. renforcement chitineux, à la face interne.

Fig. 6. — Coupes d'une glande salivaire et d'une glande du tube ventral. × 400.

a. glande salivaire;
b. glande du tube ventral.

Fig. 7. — Coupe sagittale, montrant principalement le tube digestif et le système nerveux. × 72. Les segments sont numérotés dorsalement.

b. bouche;
a. anus;
g. orifice génital.

PLANCHE VIII. — **Isotoma, Orchesella, Tomocerus.**

Fig. 1. — *Isotoma viridis*, femelle, avec furca fléchie. Coupe sagittale. × 46. Les segments sont numérotés dorsalement.

v. vaisseau dorsal;
a. anus;
g. orifice génital;
f. manubrium de la furca;
r. rétinacle;
t. tube ventral;
n. chaîne nerveuse ventrale.

Fig. 2. — *Isotoma viridis.* Derniers segments de l'abdomen, de profil. × 72.

1. muscles dorsaux;
2. muscles extenseurs de la furca;
3. muscles fléchisseurs de la furca;
4. muscle releveur de la plaque ventrale;
5. muscle écarteur de la branche de la furca.

Fig. 3. — *Isotoma stagnalis.* Partie postérieure de l'abdomen, de profil. × 100.

Fig. 4. — *Orchesella cincta.* Extrémité postérieure de l'abdomen, vue à peu près ventralement. × 60.

r. rétinacle;
m. manubrium de la furca coupée;
7. segment précoxal de la furca;
g. orifice génital femelle;
a. anus, entouré de trois protubérances;
c. segment coxal de la furca;
t. trochanter.

Fig. 5. — *Idem.* Tube ventral, vu antérieurement. × 100.

a. colonne du tube;
b. valve;
v. vésicule exsertile;
g. gouttière ventrale;
m. muscle rétracteur de la vésicule;
c_3. coxa de la patte III.

Fig. 6. — *Idem.* Extrémité du tube ventral, vue postérieurement. × 100.
c. cellule chitinogène vue par transparence.

Fig. 7. — *Orchesella villosa*, femelle. Organes génitaux immatures, vus de profil ; reconstruction par la méthode de Born. × 42. L'ovaire droit a été enlevé.

l. lobe interne de l'ovaire gauche ;
l'. lobe externe ;
t. tube ventral ;
g. ganglion métathoraco-abdominal ;
n. cordon nerveux latéral, passant dans une encoche du lobe postérieur.

Fig. 8. — *Orchesella villosa*. Les mêmes organes vus dorsalement. × 42.

g. position de la région germinative ;
l''. lobe postérieur ;
v. « vagin ».

Fig. 9. — *Tomocerus vulgaris*. Organes génitaux mâles, complètement mûrs, côté droit. × 40.

l. lobe interne ;
l'. lobe externe ;
l''. lobe postérieur ;
g. position de la région germigène ;
v. conduit génital médian.

Fig. 10. — *Tomocerus vulgaris*. Les mêmes organes, vus sagittalement du côté interne. × 50.

PLANCHE IX. — **Tomocerus plumbeus** L.

Fig. 1. — Exemplaire mâle adulte, vu de profil. × 10. Les segments sont numérotés (dorsalement), ainsi que les articles de l'antenne.

Fig. 2. — Extrémité postérieure de l'abdomen d'une femelle, vue ventralement. × 80.

a. anus ;
g. orifice génital.

Fig. 3. — Base de la branche droite de la furca, vue ventralement. × 100.

l, *l'*. lignes encadrant la région portant les pointes chitineuses.

Fig. 4. — Griffe de la furca, vue extérieurement. × 260.

Fig. 5. — Rétinacle vu antérieurement. × 170 ; les quelques écailles de la base ne sont pas indiquées.

m. muscle écarteur des branches.

Fig. 6. — Extrémité d'une patte. × 340.

u. unguis ;
x. « pseudonychia » de Tüllberg ;
u'. unguiculus ;
l. incisure à l'extrémité distale du tibia ;
p. soie à ventouse.

Fig. 7. — Unguis, du côté concave. × 340.

Fig. 8. — Extrémité postérieure de la chaîne ventrale. × 42.

2. ganglion mésothoracique;
3. ganglion métathoraco-abdominal;
l. limite ventrale entre le métathorax et l'abdomen.

Fig. 9. — Extrémité distale d'une maxille, vue postérieurement. × 440.

Fig. 10. — Coupe de la glande céphalique du tube ventral. × 400.

PLANCHE X. — **Entomobrya cortiealis** Nicolet. — **Actaletes neptuni** Giard.

Fig. 1. — *Entomobrya corticalis.* Abdomen, vu de profil. × 72.

v. extrémité postérieure du vaisseau dorsal;
g. orifice génital.

Fig. 2. — *Entomobrya multifasciata* Tullberg. Extrémité de la furca, moitié gauche, vue extérieurement. × 1080.

Fig. 3. — *Idem.* Extrémité de la patte III, vue intérieurement. × 760.

u. unguis;
u'. unguiculus;
s. soie de l'avant-dernier segment.

Fig. 4. — *Actaletes neptuni,* de profil. × 84.

m. muscles extenseurs de la furca;
m'. muscles fléchisseurs.

Fig. 5. — *Idem.* Jeune individu, vu dorsalement. × 100. Sont représentés, vus à travers les téguments, le vaisseau dorsal et l'intestin.

Fig. 6. — *Idem.* Extrémité postérieure de l'abdomen, de profil. × 120.

7, 8. segment furcifère et segment génital;
a. anus;
g. position de l'orifice génital;
f. furca;
m. impression musculaire correspondant à une fibre de l'extenseur de la furca.

Fig. 7. — *Idem.* Extrémité de l'abdomen, vue postérieurement. × 100.

f. furca;
7, 8, 9. septième, huitième, neuvième segments abdominaux.

Fig. 8. — *Idem.* Extrémité de la furca, vue postérieurement. × 440.

Fig. 9. — *Actaletes neptuni*. Extrémité d'une patte. × 400.

u. unguis;
u'. unguiculus.
s. soie de l'avant-dernier segment.

PLANCHE XI. — **Sminthurus aquaticus** Bourlet. — **Papirius** Lubbock.

Fig. 1. — *Sminthurus aquaticus*, de profil. × 84. Les segments abdominaux sont numérotés dorsalement.

t. tache pigmentée frontale.

Fig. 2. — *Idem*. Coupe sagittale d'un très jeune individu (× 232), montrant le système nerveux, le tube digestif et la gonade.

Fig. 3. — *Idem*. Vue sagittale d'une femelle. × 56. Sont représentés : le tube digestif; le système trachéen, limité à la tête; les organes génitaux : l'ovaire de droite renferme quatre œufs, un cinquième est engagé dans le vagin.

t. tube ventral;
r. rétinacle.

Fig. 4. — *Papirius minutus* Fabricius. Individu mâle, de profil. × 84. La patte II a été enlevée.

d. protubérance dorsale gauche;
♂. orifice génital mâle.

Fig. 5. — *Papirius fuscus* Lubbock. Protubérance dorsale droite, vue du côté ventral. × 240.

Fig. 6. — *Papirius fuscus*. Extrémité du ramus gauche, vu postérieurement. × 440. Le mucro est représenté brisé.

Fig. 7. — *Papirius minutus*. Extrémité de la furca, vue dorsalement et extérieurement. × 255.

Fig. 8. — *Idem*. Ongles de la patte III. × 370.

Fig. 9. — *Papirius fuscus*. Ongles de la patte III. × 400.

PLANCHE XII. — **Sminthurus fuscus** Linné.

Fig. 1. — Femelle, de profil. × 26.

Fig. 2. — Extrémité de l'abdomen d'une femelle, de profil. × 95.

8. segment génital;
9. protubérance dorsale du segment anal;
e. épine anale;
g. ouverture génitale.

Fig. 3. — Extrémité de l'abdomen d'un mâle, vue ventralement. × 84. Une partie des soies n'ont été représentées que par leur insertion.

m. manubrium de la furca en flexion ;
8. éminences sétigères du segment génital ;
g. papille génitale ; on aperçoit, par transparence, la vésicule séminale laquelle aboutit le conduit déférent gauche ;
a. anus.

Fig. 4. — Épine anale de femelle, vue de profil. × 232.

Fig. 5. — Base de la patte II, vue de face. × 100.

v. gouttière ventrale ;
c. coxa ;
x. protubérance du segment basilaire.

Fig. 6. — Extrémité de la patte III. × 370.

v. ouverture de la ventouse portée par l'unguis ;
f. foliole latéral de l'unguis ;
u'. unguiculus.

Fig. 7. — Rétinacle, vu de profil. × 232.

m. partie médiane ;
d. dents.

Fig. 8. — Portion d'une coupe sagittale de la furca : articulation du manubrium et du ramus droit. × 120.

m. manubrium sectionné sagittalement ;
m'. muscle divaricateur du ramus ;
p. soie à bouton terminal (incomplète) ;
d. deux crénelures du ramus retenant le bord tranchant du manubrium ;
a. dent d'arrêt correspondant aux crans du rétinacle.

Fig. 9. — Mucro droit, vu du côté interne. × 200.

Fig. 10. — Portion de la tête (côté droit) vue de face, après dépigmentation par la potasse caustique. × 150.

a. premier article de l'antenne ;
o. cornées oculaires ;
s. organe postantennaire.

Fig. 11. — Coupe axiale de l'organe postantennaire. × 430.

n. nerf de l'organe.

PLANCHE XIII. — **Sminthurus fuscus** L.

Tête.

Fig. 1. — Coupe sagittale. × 100. Cette figure montre : *a*) du système nerveux, la coupe des centres sus-œsophagiens, celles de la masse sous-œsophagienne, du ganglion de l'hypopharynx, des ganglions pro- et mésothoraciques ; *b*) du tube digestif, la bouche, l'œsophage (*œ*) avec ses muscles sphinctériens et ses muscles dilatateurs, le commencement de l'intestin moyen (*i*) ; *c*) de l'appareil circulatoire, le vaisseau péri-œsophagien (*a*).

c. cellules adipeuses ;
m. muscles de la mandibule ;
l. ligula ; en avant, la surface masticatrice de la mandibule ;
m''. volet de la lèvre inférieure ;
x. orifice externe du canal des glandes du tube ventral ;
o. débouché de la glande ;
g. gouttière ventrale, débutant en x ;
t. trachée ;
s. projection du point où débouche la glande salivaire ; la flèche indique le sens de la coupe figurée en 8.

Fig. 2. — Extrémité de la maxille droite, vue postérieurement. × 440.

i. mala interna ;
e. mala externa.

Fig. 3. — La même, après enlèvement de la mala interna.

Fig. 4. — Hypopharynx vu antérieurement. × 232.

l. ligula ;
p. paraglosse droite.

Fig. 5. — Moitié gauche de la lèvre inférieure. × 240.

1. submentum ;
2. mentum ;
3. stipes ;
t. entonnoir-ventouse ;
v. expansion lamellaire ;
p'. palpe.

Fig. 6. — Bouche vue inférieurement. × 232. Les tubercules sétigères qui terminent la lèvre inférieure ont été représentés sans leurs soies.

m. muscle releveur du labium ;
p. palpe maxillaire, avec son expansion interne ;
3. stipes de la lèvre inférieure.

Fig. 7. — Coupe d'une cellule de glande salivaire. × 440.

t. canal excréteur;
e. hypoderme.

Fig. 8. — Coupe à peu près horizontale de la tête, suivant la flèche de la fig. 1. × 170. On y voit la coupe de l'œsophage aplati, un système de quatre fibres musculaires annulaires; en avant, deux fibres du muscle dilatateur antérieur; en arrière, la coupe de huit des fibres du dilatateur postérieur.

md. bord interne de la mandibule;
c. canal de la glande salivaire, dans une gouttière chitineuse de l'hypopharynx.

Fig. 9. — Début de la gouttière ventrale. × 1040.

3. stipes du labium;
2. mentum;
x. origine de la gouttière;
o. cul-de-sac maxillaire où aboutissent les glandes du tube ventral.

Fig. 10. — Soie tactile. × 432.

s. base de la soie;
n. cellule sensorielle;
n'. cellule secrétrice de la soie;
h. hypoderme et cellule adipeuse.

PLANCHE XIV. — **Sminthurus, Papirius, etc.**

Fig. 1. — *Sminthurus fuscus* L. Système trachéen, vu dorsalement. × 40.

I, II, III. anneaux thoraciques.

Fig. 2. — *Idem.* Origine des troncs trachéens du côté droit. × 280.

c. crypte d'où naissent les trachées;
1. trachées pour le prothorax;
2. trachées pour le mésothorax;
3. trachées pour le métathorax;
a. tronc abdominal;
t. partie postérieure de la tête.

Fig. 3. — *Idem.* Aspect du revêtement chitineux de la crypte et d'un tronc trachéen. × 1000.

a. cuticule de la partie postérieure de la tête;
c. crypte trachéenne;
t. trachée.

Fig. 4. — *Sminthurus fuscus* L. Vaisseau dorsal, sur une coupe sagittale de Sminthure. × 100.

i. intestin moyen ;
m. muscles rétracteurs de la vésicule du tube ventral ;
t. trachée ;
v. vaisseau dorsal avec deux paires d'ostioles ;
œ. œsophage, contenu dans le vaisseau péri-œsophagien ;
a. amas adipeux.

Fig. 5. — Coupe sagittale de *Sminthurus fuscus* passant par une glande dorsale. × 465.

o. orifice de la glande ;
i. tunique musculaire de l'intestin moyen.

Fig. 6. — *Papirius fuscus*. Organes génitaux mâles (côté gauche) vus de profil. × 84. (D'après une reconstruction par la méthode de Born.)

t. pointe du testicule ;
r. réservoir séminal ;
g. glande accessoire ;
v. vésicule éjaculatrice.

Fig. 7. — *Papirius fuscus*. Les mêmes organes vus du côté interne. × 84. Reconstruction d'après une série de coupes, par la méthode de Born ; on a figuré une section oblique intéressant le réservoir séminal, pour pouvoir montrer le confluent du testicule et du réservoir (*o*), ainsi que l'orifice de la glande accessoire (*o'*).

t. pointe antérieure du testicule ;
x. glande accessoire ;
g. orifice génital ;
a. anus ;
n. partie postérieure du ganglion métathoraco abdominal, au-dessus du tube ventral.

Fig. 8. — *Sminthurus fuscus*. Coupe transversale des téguments. × 370.

h. noyau de cellule pigmentée chitinogène ;
a. noyau de cellule adipeuse ;
m. membrane basale de l'hypoderme ;
a'. noyau en destruction de cellule adipeuse, dans un amas concrétionnaire (les concrétions uriques ont été dissoutes pendant la fixation au liquide de Hermann).

Fig. 9. — *Podura aquatica* L. Coupe des téguments. × 680.

h. couche des cellules chitinogènes ;
a. amas de cellules adipeuses fusionnées ;
m. coupe transversale de deux fibres musculaires.

Fig. 10. — *Sminthurus fuscus*. Portion d'un amas adipeux en dégénérescence; fixation par liquide de Hermann. × 340.

m. membrane d'enveloppe (membrane basale de l'hypoderme);
n. noyaux en régression dans une couche protoplasmique vacuolée;
c. cavité centrale, primitivement remplie de concrétions d'urate.

Fig. 11. — *Idem*. Portion d'un amas adipeux, dont le protoplasme est complètement désagrégé; le contenu se compose de concrétions d'urate (elles n'ont pas été partout représentées, pour ne pas cacher les autres détails) et de corps nucléaires (*n*) en destruction. × 440.

PLANCHE XV. — **Megalothorax minimus MIHI.**

Fig. 1. — Animal vu dorsalement. × 260.

Fig. 2. — Animal de profil. × 280. Les segments abdominaux sont numérotés dorsalement.

o. fossette tégumentaire du quatrième segment abdominal.

Fig. 3. — Animal vu ventralement. × 340.

o. fossette du segment furcifère;
a. anus.

Fig. 4. — Animal de profil. × 300. Sur cette figure sont représentés, vus par transparence : le tube digestif, vide; la chaîne nerveuse ventrale; les muscles fléchisseurs et extenseurs de la furca; les organes génitaux mâles.

Fig. 5. — Antenne droite, vue ventralement. × 440.

Fig. 6. — Cupule tégumentaire du métathorax. × 1040. Dans ce dessin, la région dorsale est à droite; l'avant de l'animal, vers le haut.

Fig. 7. — Patte III, vue antérieurement. × 440.

Fig. 8. — Extrémité de la même patte. × 880.

Fig. 9. — Furca, vue ventralement. × 880.

Fig. 10. — Mucro, vu ventralement et de profil. × 1000.

Fig. 11. — Le tube digestif, vu sur une coupe optique sagittale. × 320

t. intestin terminal.

PLANCHE XVI. — **Sminthurus, Japyx, Campodea.**

Fig. 1. — *Sminthurus fuscus*. Diagramme d'une coupe à peu près transversale de la bouche, au niveau de l'origine de la gouttière ventrale. × 120.

m. muscles releveurs de la lèvre supérieure;
md. mandibule sectionnée au niveau de la surface trituratrice;
m'. maxille;
p. palpe maxillaire;
l. hypopharynx, formé de la ligula médiane et de deux paraglosses latérales;
la section de la lèvre inférieure montre la coupe des trois ganglions et celle des muscles moteurs des tubercules sétigères.

Fig. 2. — *Idem*. Coupe de la région médiane de la lèvre inférieure un peu en arrière de la coupe de la figure précédente. × 120.

Fig. 3. — *Idem*. Coupe transversale de la bouche au niveau de l'extrémité des maxilles. × 120.

md. pointe de la mandibule;
l'. paraglosse;
l. ligula;
p. palpe maxillaire;
L. lèvre inférieure.

Fig. 4. — *Japyx solifugus* Hal. Bouche vue ventralement. × 100.

l. lèvre supérieure;
X. lame de la lèvre inférieure;
p. lame interne du palpe maxillaire;
p'. palpe de la lèvre inférieure.

Fig. 5. — *Idem*. Maxille droite, vue ventralement. × 100.

p. palpe;
l. lame interne du palpe;
p'. protubérance portée par cette lame.

Fig. 6. — *Idem*. Le peigne médian de la mala interna de la même maxille. × 232.

Fig. 7. — *Idem*. Mandibule droite, vue ventralement. × 100.

Fig. 8. — *Idem*. Le premier stigmate gauche, vu ventralement. × 225.

s. ouverture stigmatique;
c, *c'*. trachées se rendant à la tête;
a. anastomose longitudinale.

Fig. 9. — *Campodea staphylinus*. Portion d'une coupe longitudinale de l'ovaire. × 340.

p. cellule pariétale;
o. ovules;
n. noyaux des cellules péritonéales de l'enveloppe ovarique.

PLANCHE XVII. — **Podura, Lepisma.**

Fig. 1. — *Podura aquatica* L. Coupe d'un ovaire jeune, au niveau de la région germinative. × 700. On y voit deux cordons cellulaires détachés de la zone germigène *g*; l'un s'est fixé à la paroi de l'ovaire.

m. membrane péritonéale;
p. cellule pariétale;
o. cellule ovulaire.

Fig. 2. — *Idem*. Extrémité d'un semblable cordon, plus grossie. × 960.

Mêmes lettres que pour la figure précédente;
s. corpuscule sanguin.

Fig. 3. — *Idem*. Coupe d'un ovaire plus âgé, avec son revêtement complet de cellules pariétales. × 170.

g. germigène;
t. intestin moyen;
p. cellules pariétales;
o. ovules.

Fig. 4. — *Idem*. Portion de la figure précédente, agrandie. × 680.

p. cellules pariétales;
o. ovule avec lobopodes;
o'. ovule accolé à une cellule pariétale;
o''. ovule se fusionnant avec une cellule pariétale.

Fig. 5. — *Idem*. Cellule pariétale dans laquelle a pénétré une cellule ovulaire *o*. × 440.

n. noyau du revêtement péritonéal.

Fig. 6. — *Lepisma saccharina*. Extrémité d'une ovariole. × 400.

f. filament terminal;
g. germigène;
o. ovule;
p. cellule folliculaire.

Fig. 7. — *Lepisma saccharina*. Portion d'un tube ovarique. × 400.

o. ovule;
p. cellules folliculaires;
a. lobule adipeux pourvu d'un filament terminal *f*.

Fig. 8. — *Idem*. Extrémité basale d'un tube ovarique. × 225.

c. corps jaune occupant la dernière loge.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 1

Collemboles.

A. — *Section des Poduridae.*

1. Genre Podura 9
2. Genre Achorutes 19
3. Genre Lipura 24
4. Genre Triaena 26
5. Genre Tetracanthella 27
6. Genre Anurophorus 28
7. Genre Anurida 31
8. Genre Anura 34

Récapitulation : relations des *Poduridae* entre eux 37

B. — *Section des Entomobryidae.*

1. Genre Isotoma 39
2. Genre Tomocerus 44
3. Genre Sira 47
4. Genre Templetonia 48
5. Genre Lepidocyrtus 48
6. Genre Cyphoderus. 49
7. Genre Calistella. 49
8. Genre Orchesella 49
9. Genre Entomobrya 50
10. Genre Sinella 50
11. Genre Actaletes. 50

Récapitulation : relations des Entomobryides entre eux 52

Rapports des Entomobryides avec les Podurides. 53

Pages.

C. — *Section des Sminthurides.*

1. Genre Prosminthurus. 55
2. Genre Sminthurus. 56
3. Genre Papirius 63
4. Genre Megalothorax 65

Récapitulation : relations des Sminthurides entre eux. 68

Relations entre les Podurides, les Entomobryides et les Sminthurides; considérations sur l'évolution dans le groupe des Collemboles 69

Thysanoures.

1. Genre Campodea 73
2. Genre Japyx. 74
3. Genre Machilis. 75
4. Genre Nicoletia 75
5. Genre Lepismina 76
6. Genre Lepisma. 76

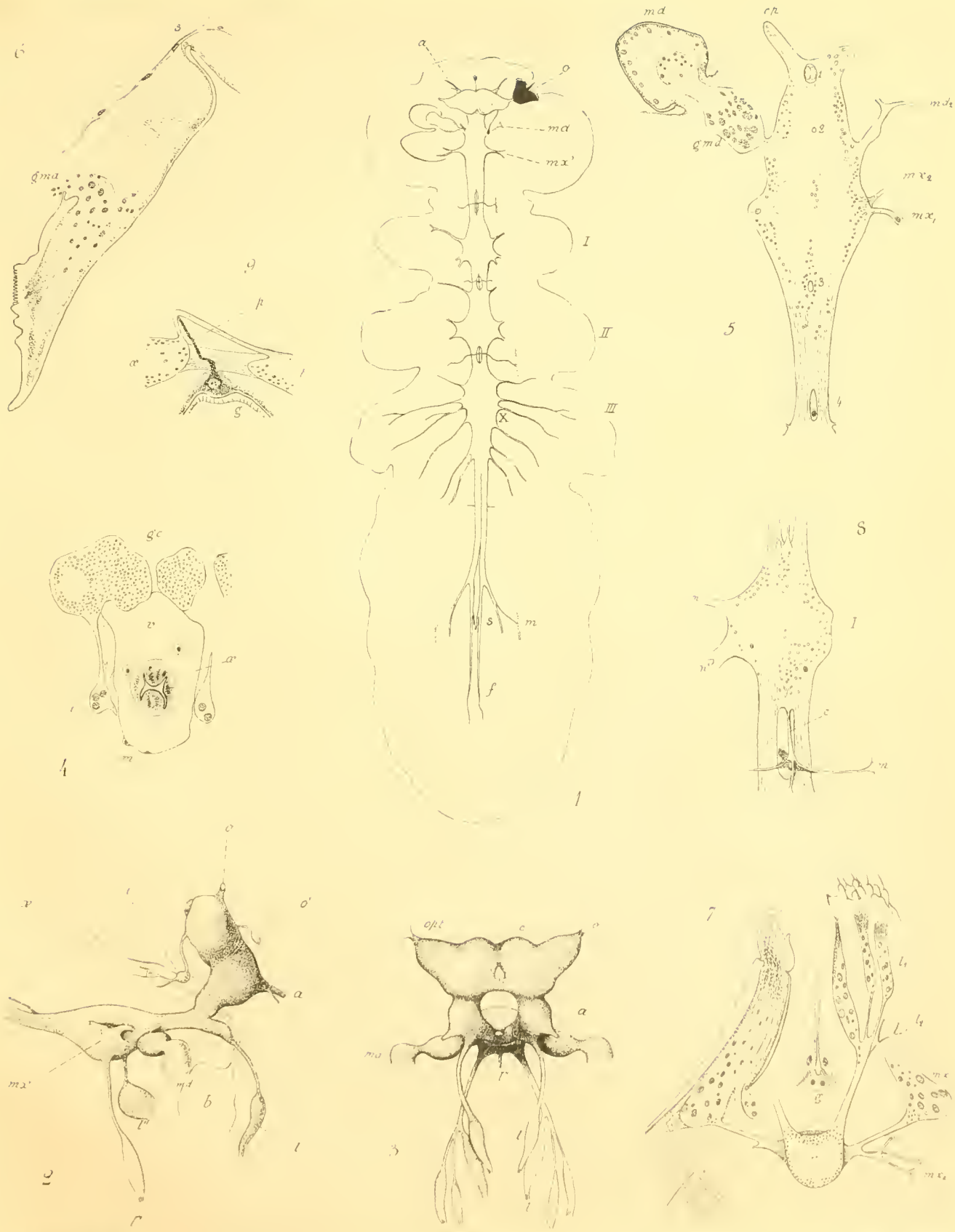
Relations entre les Thysanoures et les Collemboles :

1. La bouche des Collemboles comparée à celle des Thysanoures Entotrophes . . 79
2. Les glandes salivaires et les glandes céphaliques des Collemboles 85
3. Les yeux latéraux des Thysanoures et des Collemboles 88
4. L'organe postantennaire des Collemboles 91
5. Les appendices locomoteurs des Collemboles 93
6. Le système adipeux des Collemboles 99
7. Quelques mots sur la spermatogenèse chez les Thysanoures et les Collemboles . 105
8. La structure de l'ovaire et l'ovogenèse chez les Thysanoures et les Collemboles. 107

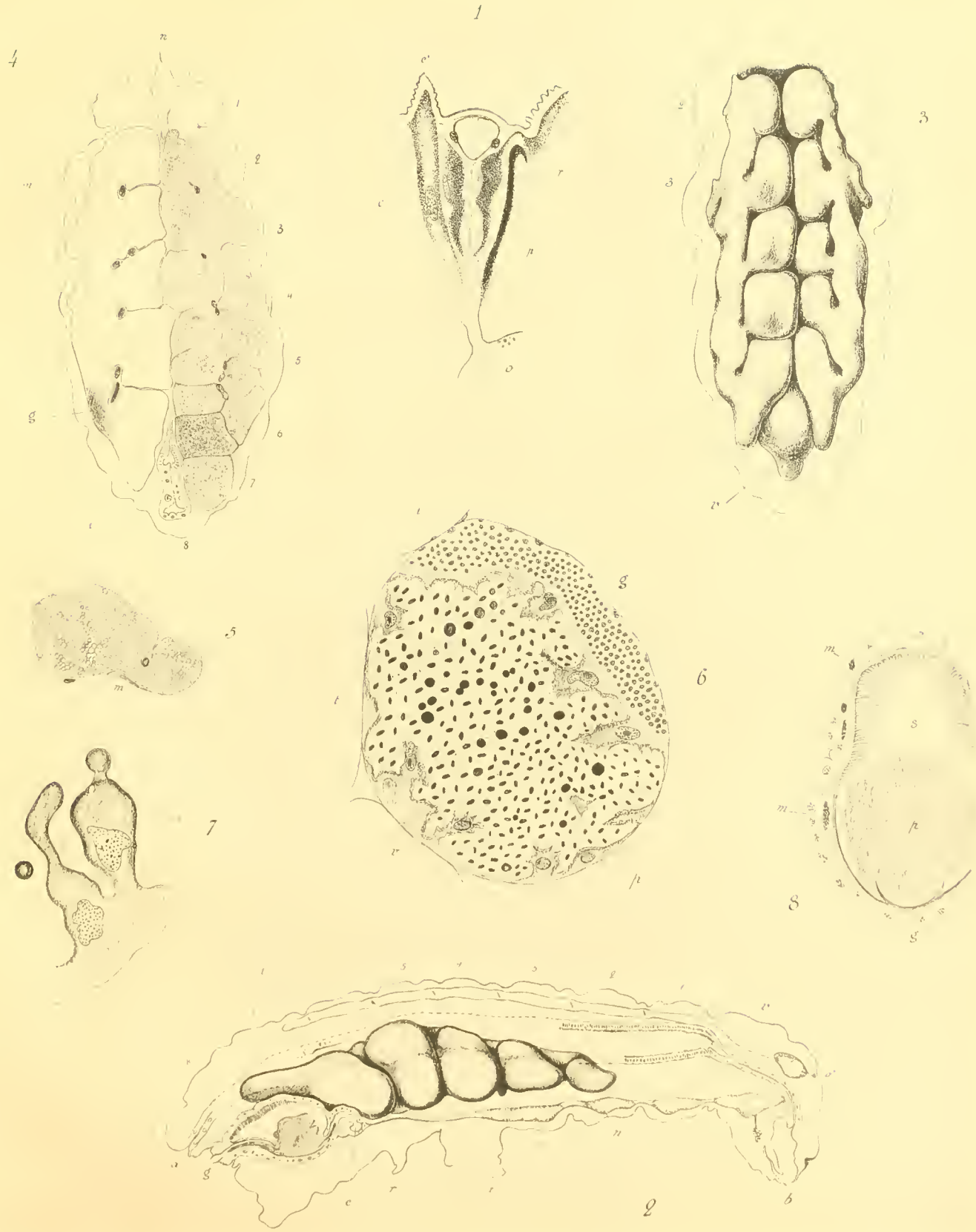
Relations des Aptérygotes avec les Insectes Ptérygotes 120

Explication des planches 123

Podura aquatica.



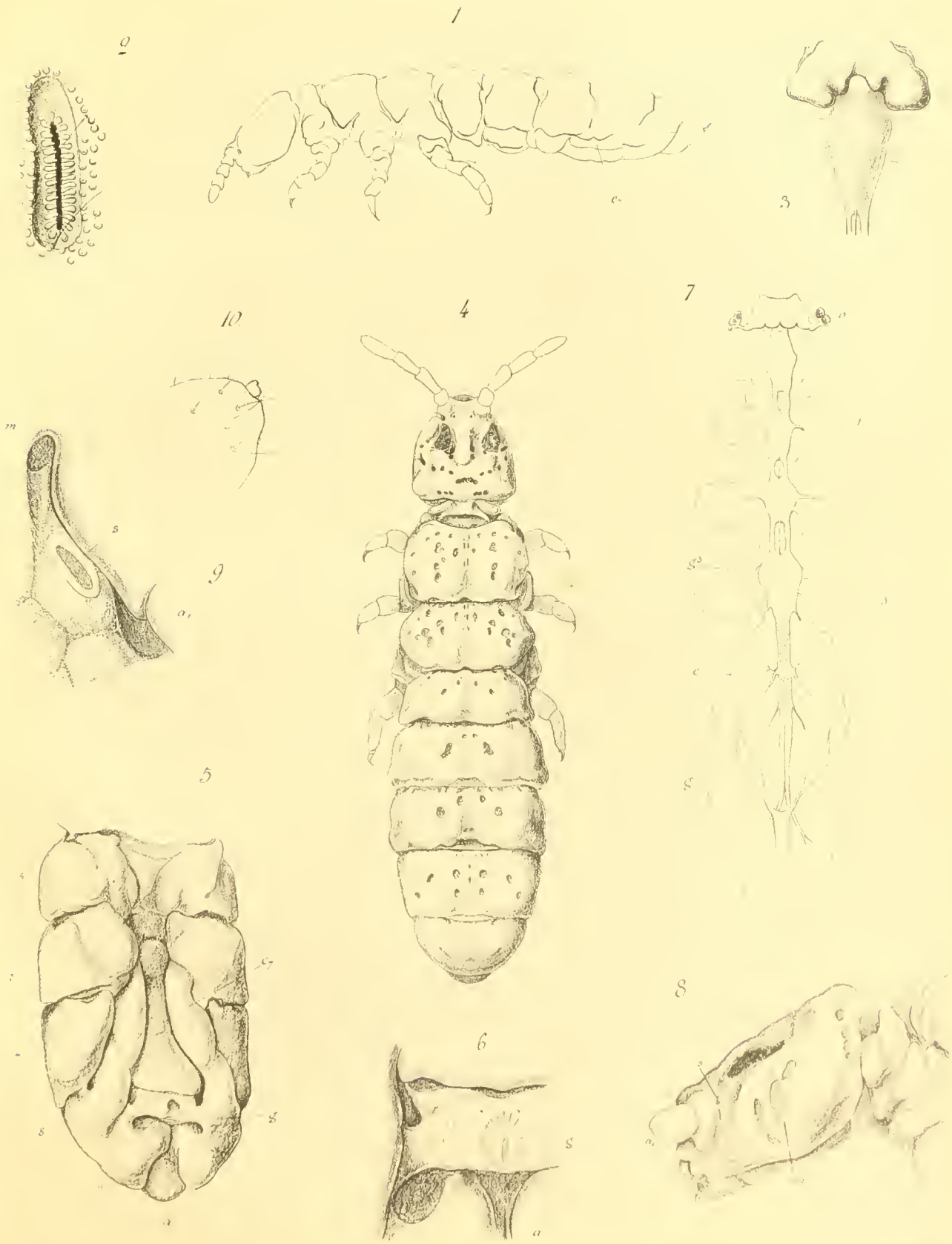
Podura aquatica. Système nerveux.



V. Willem, del.

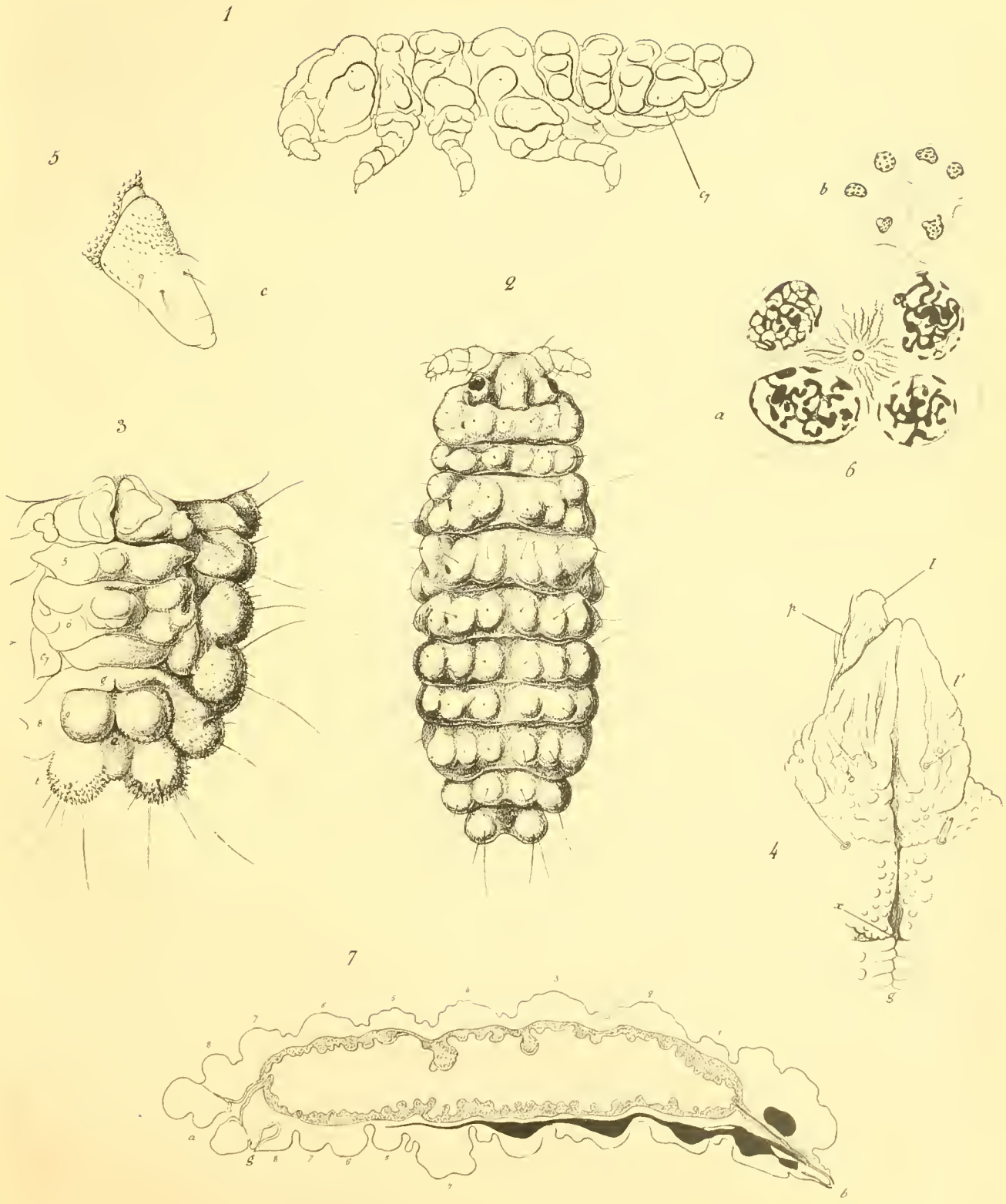
Podura aquatica : Ommatidie, Organes génitaux.

Achorutes viaticus.

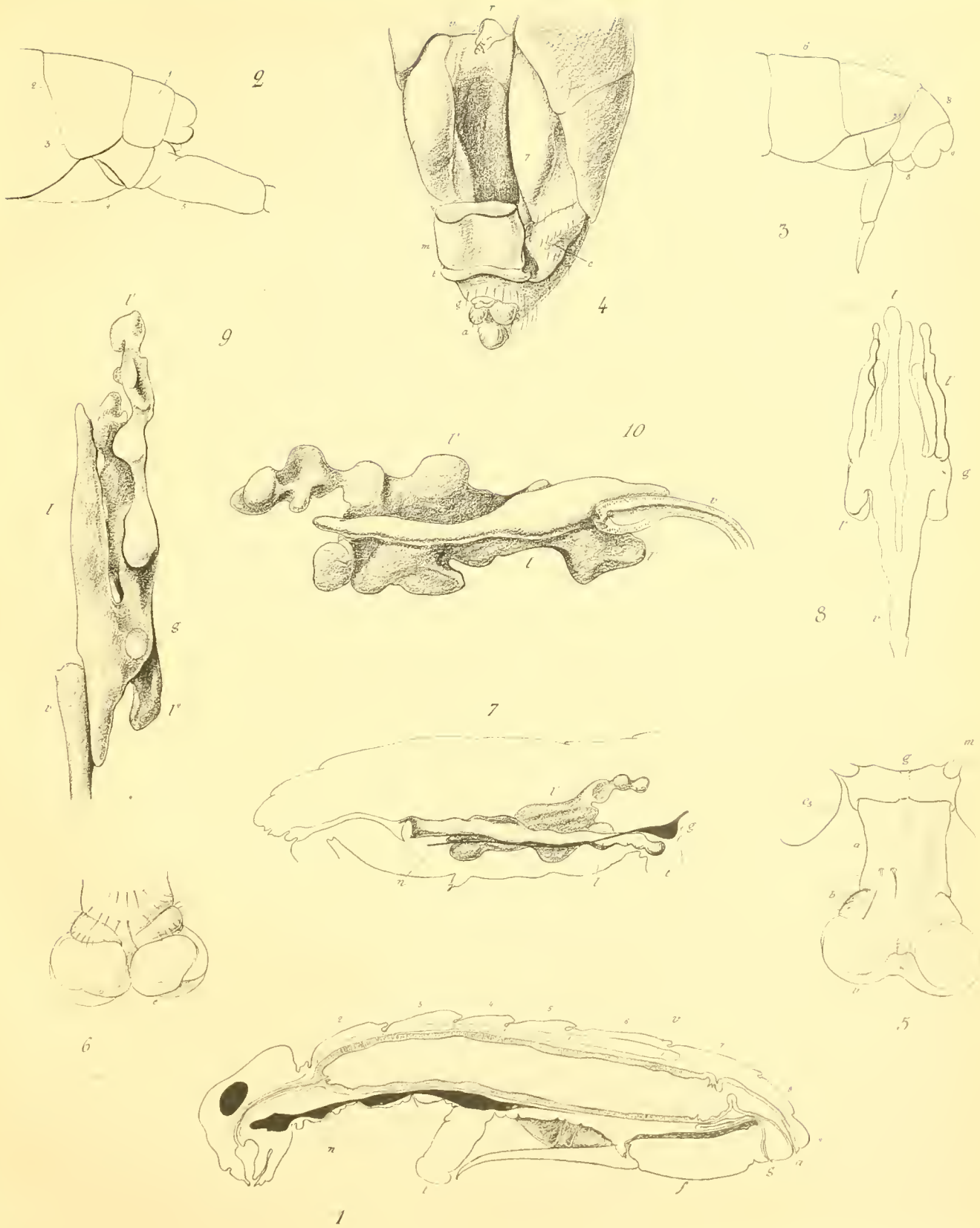


Lipura, Anurophorus.

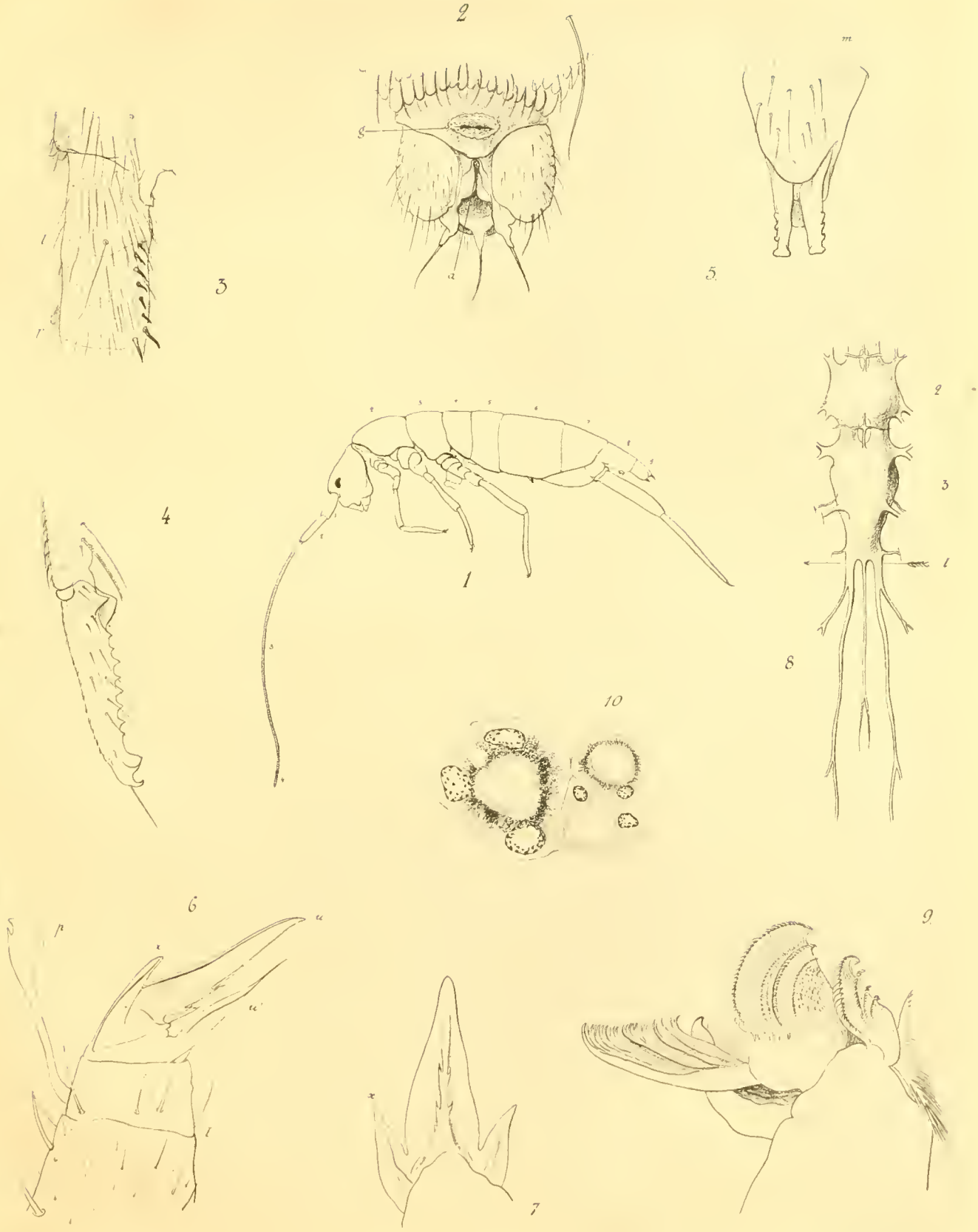
Anurida maritima.



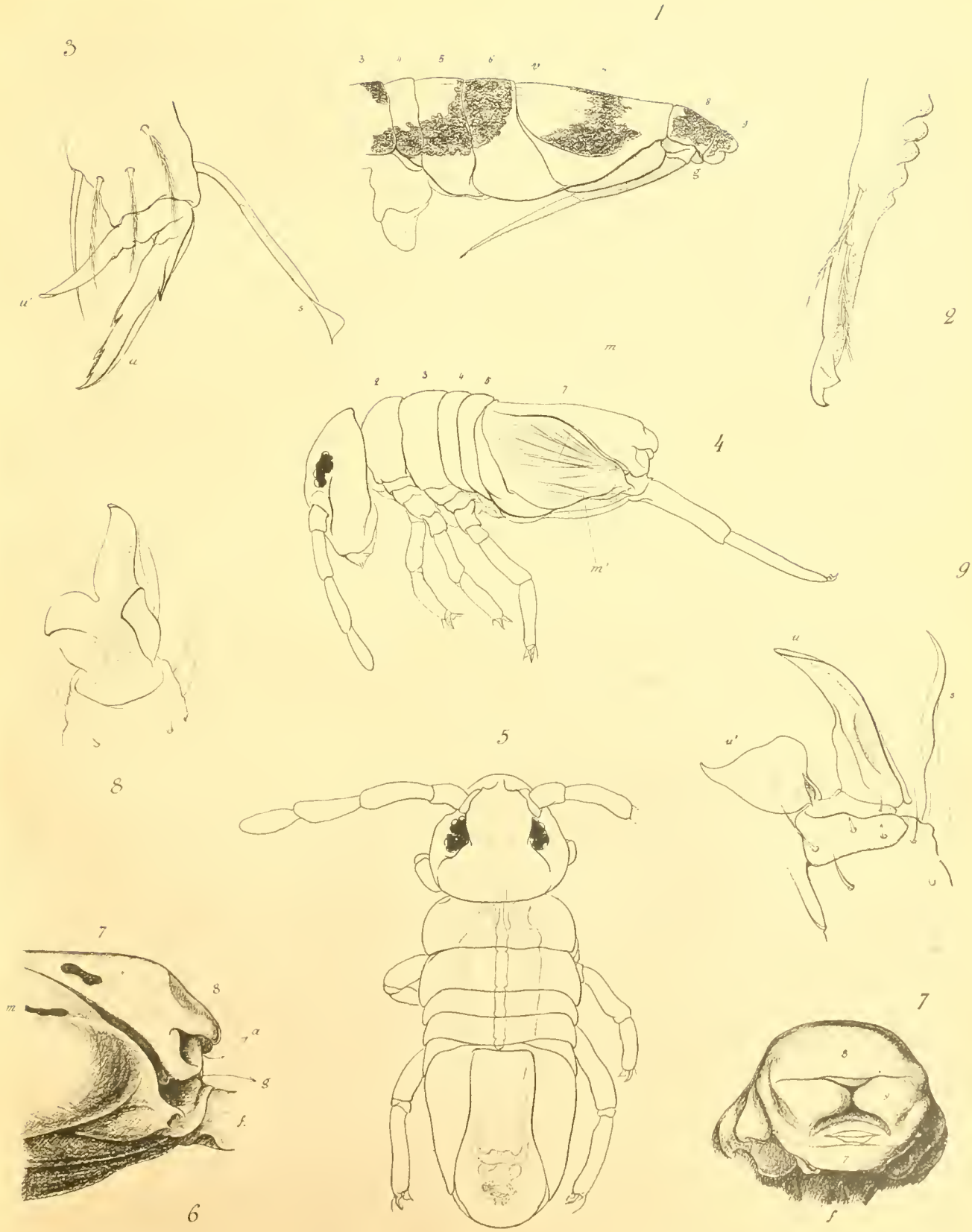
Anura muscorum.



Isotoma, Orchesella, Tomocerus.

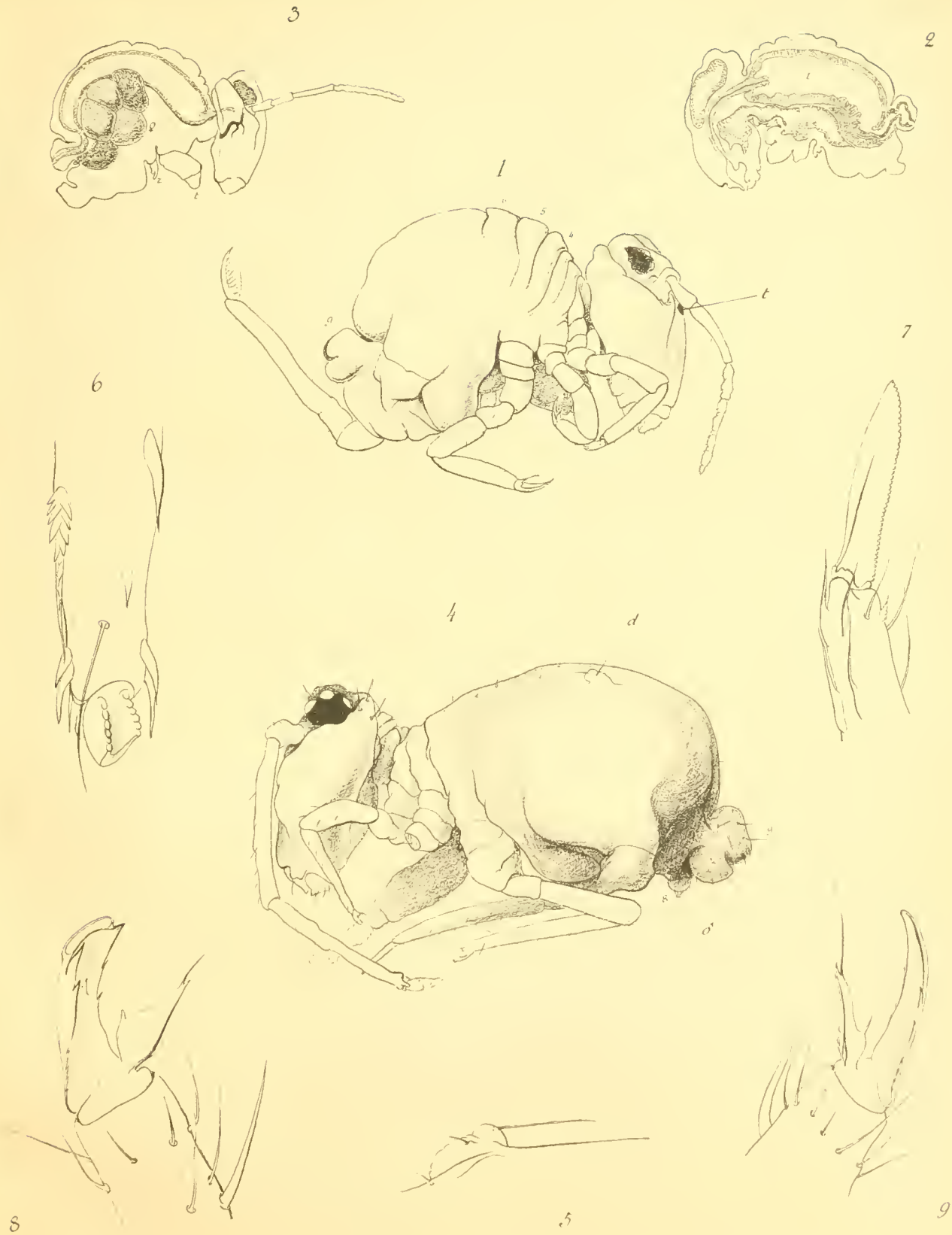


Tomocerus plumbeus.



V. Willem, del.

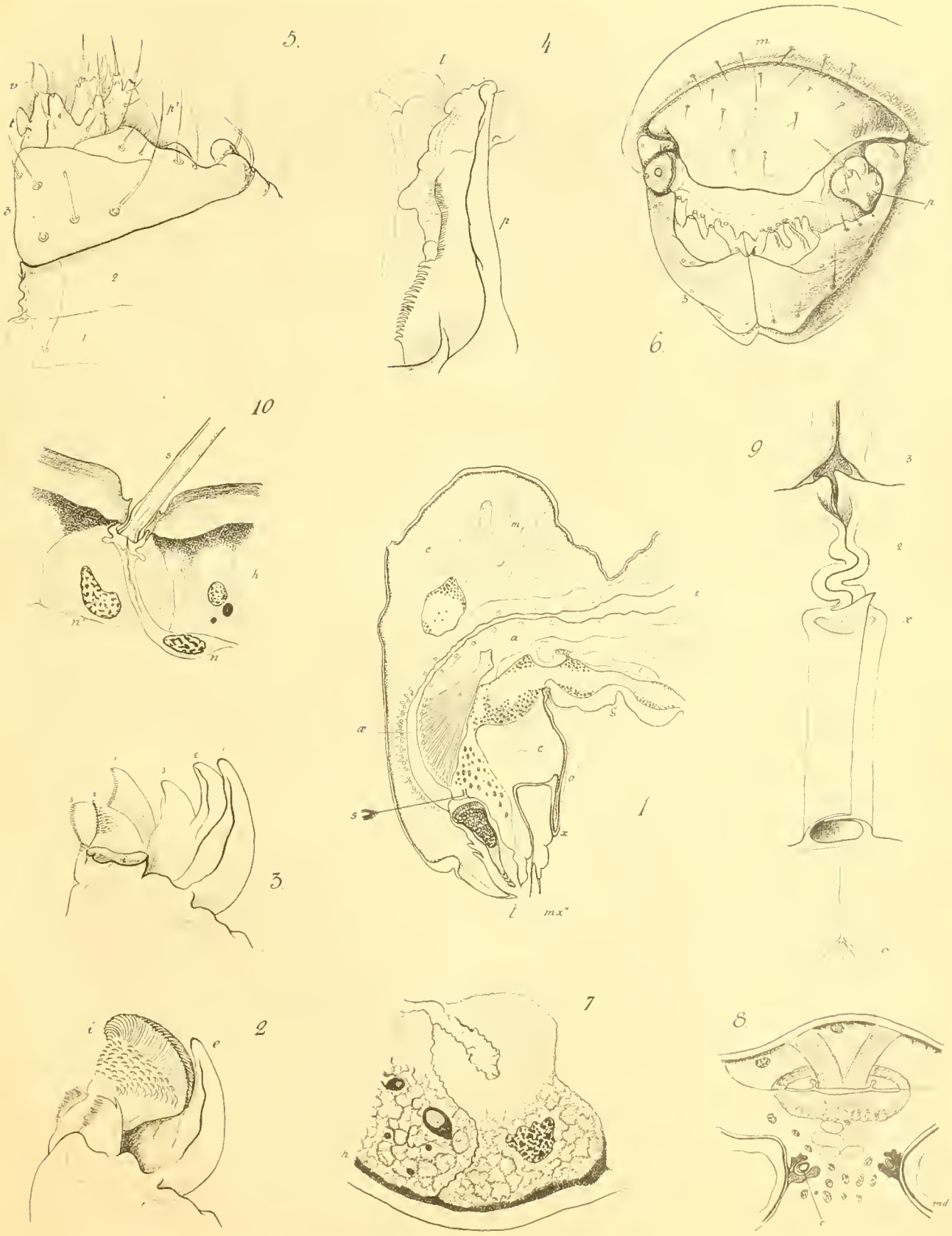
Entomobrya, Actaletes.



V. Wedem, del.

Sminthurus aquaticus — Papirius.

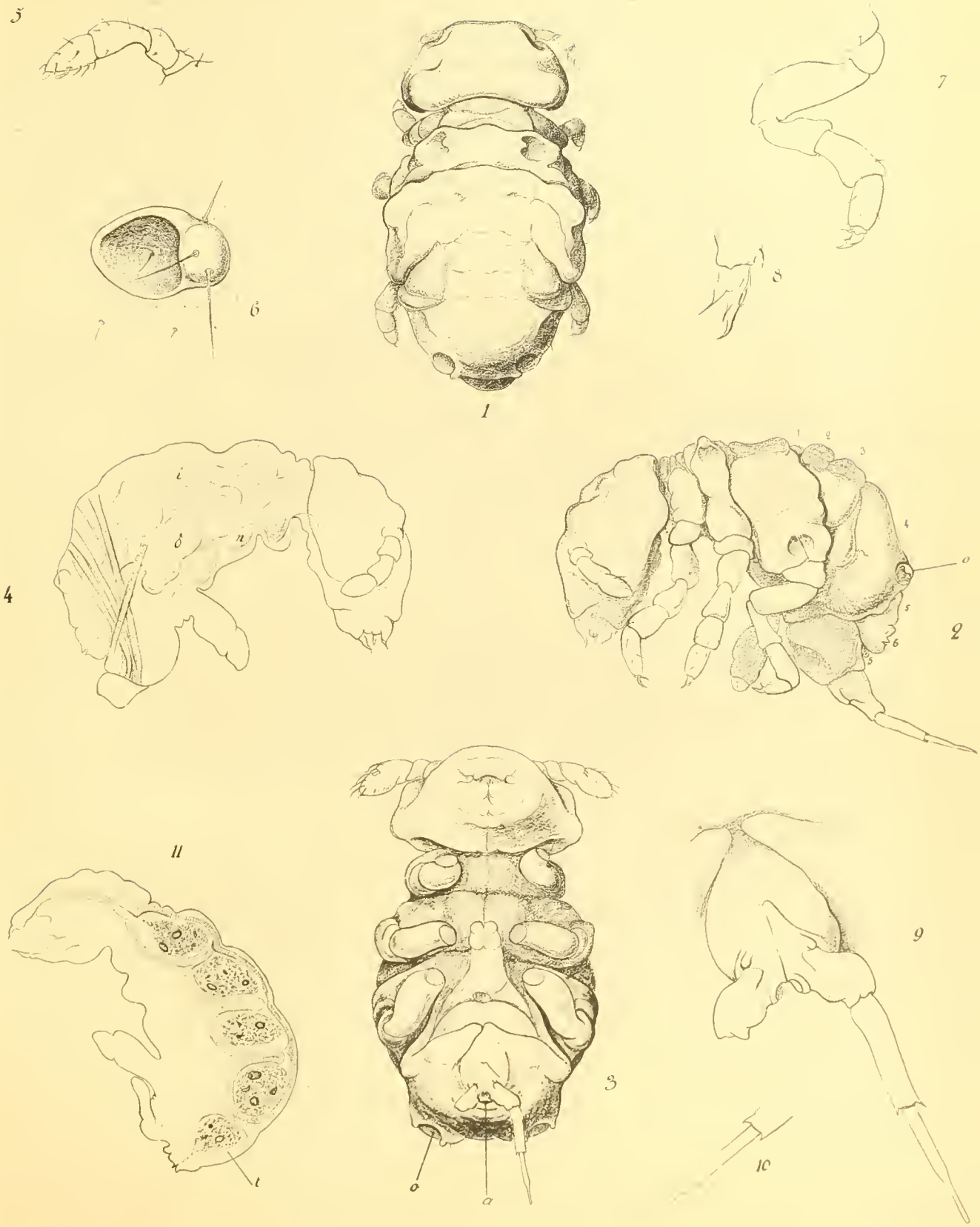
Sminthurus fuscus.



Sminthurus fuscus.

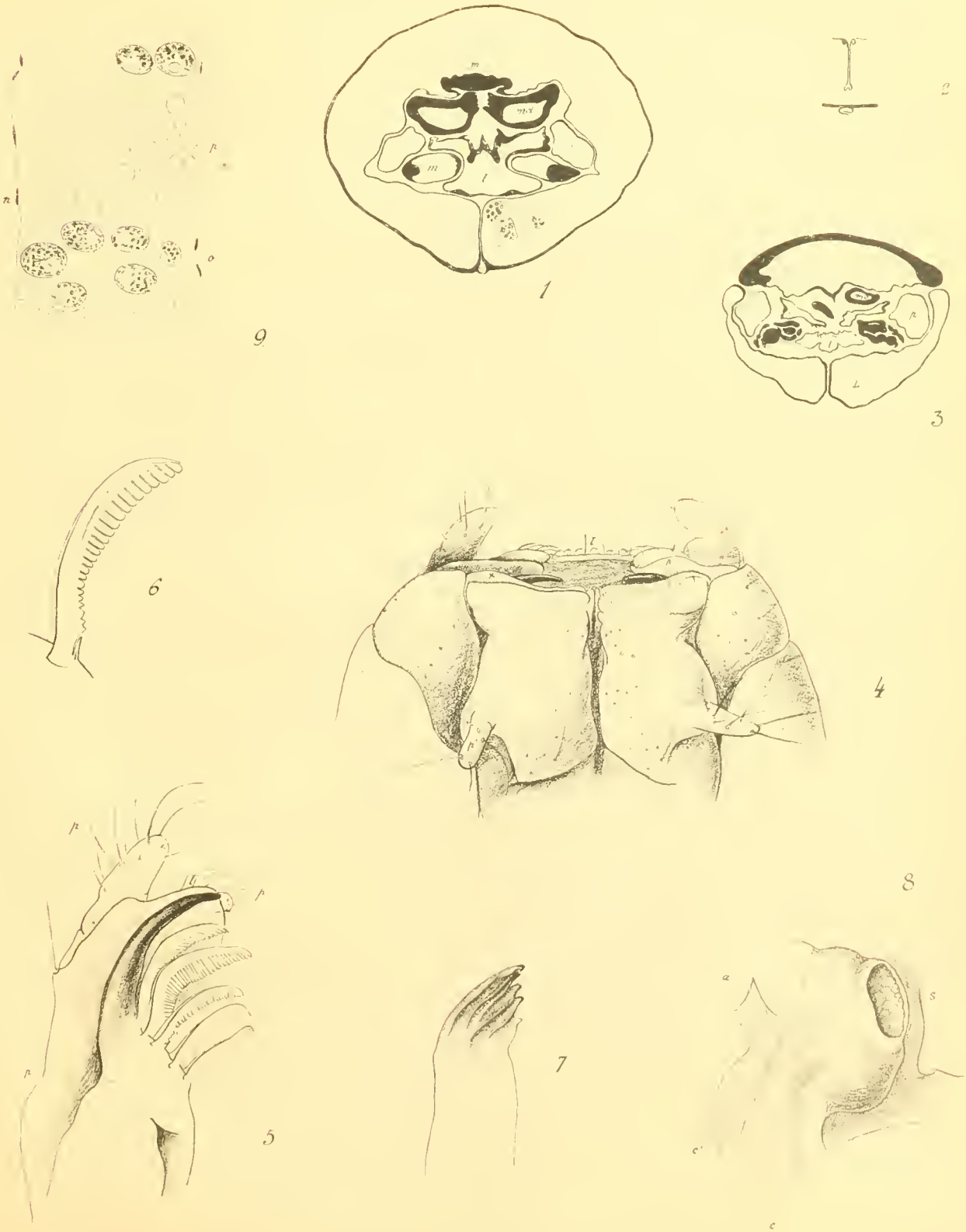
V. W. Jem, del. Dep. Stat.

Sminthurus, Papirius, etc.



V. Wimen, del. Imp. Monrocq

Megalothorax minimus.



Sminthurus, Japyx, Campodea.

V. Willem, del. L. Barth.

Ovogenèse : Podura, Lepisma.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00722 5048